

AMANDA CIPRANDI PIRES

**Filogenia do gênero do Novo Mundo *Toxomerus*
Macquart, 1855 (Diptera, Syrphidae) com base em
evidências morfológicas**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Luciane Marinoni

Curitiba, Paraná

2012

*Dedico esta conquista à minha
família, pais, irmãs, Renato Soares, e
amigos, que um dia sonharam e hoje
compartilham esse momento comigo,
e sem os quais nenhum sonho seria
possível ou valeria a pena.*

AGRADECIMENTOS

Eis que chegou o momento de expressar sinceros agradecimentos àqueles que foram importantes ao longo desta caminhada.

Primeiramente não me esqueço de agradecer a Deus, presença constante em minha vida como uma fonte de força e esperança, me impulsionando a persistir e superar dificuldades.

À professora Luciane Marinoni pela oportunidade de ser sua orientada, a qual me permitiu estar aqui hoje. Por todo seu apoio, orientação, confiança e amizade fundamentais ao meu crescimento pessoal e profissional.

À Mírian Nunes Morales, colega de laboratório e principalmente amiga, por toda sua ajuda com morfologia destas moscas, além das dicas e discussões envolvendo o desenvolvimento de um estudo filogenético. Sua experiência e disponibilidade em ajudar estarão sempre presentes neste trabalho.

À Christian Thompson e Ximo Mengual (*Smithsonian Institution*) por toda ajuda fornecida à este estudo durante o período em que estive nos EUA, seja pela indicação de terminais prioritários à esta análise assim como pelas discussões quanto aos caracteres e metodologias.

À Wayne Mathis (*Smithsonian Institution*) por sua gentil hospitalidade no *National Museum of Natural History*, em Washington D.C., que me permitiu sentir-se totalmente à vontade nesta instituição estrangeira, como se estivesse em meu próprio país.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia desta Universidade a quem novamente agradeço por todos os ensinamentos oferecidos, em diversos momentos deste Doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pela concessão de bolsa integral durante esses quatro anos de minha formação.

Aos curadores das diversas coleções biológicas que se disponibilizaram a emprestar material para o desenvolvimento deste trabalho, sem os quais a realização do mesmo não seria possível.

Ao *Táxon line* – Rede paranaense de coleções biológicas, pela infra-estrutura que permitiu a realização das inúmeras fotos deste estudo, e a Vítor Nardino, técnico responsável por esse trabalho.

Aos componentes da banca examinadora que em meio à todos os compromissos, aceitaram participar deste momento e contribuir com o aprimoramento deste trabalho.

Aos queridos amigos Geovan, Marcel, Marina, Dani e Paschoal, Andressa, Jana, Fernando, Fred e Lica, pelas agradáveis conversas e momentos partilhados dentro e fora do meio acadêmico. Geovan, não me esqueço de todo seu apoio em diversos momentos difíceis, o qual só nós sabemos a importância para que esse tempo de nossas vidas chegasse.

Aos também queridos amigos de fora da universidade William, Vera, Leliane e Bruna por todo incentivo e compreensão nos momentos em que pela *TESE*, não pude estar com vocês. Agradeço a companhia e amizade, as quais nunca me permitiram sentir-se só aqui em Curitiba.

Aos meus pais, Francisco e Nilma pelo apoio e incentivos constantes que me fizeram chegar até aqui. Agradeço também à minhas irmãs Camila e Marcela que juntamente com meus pais sempre constituíram e continuarão à constituir meu porto seguro. Obrigada por enriquecerem minha vida com amor, carinho e suporte absoluto.

Finalmente agradeço à Renato Soares por ser aquele que tornou minha vida e estudos mais tranquilos ao logo destes quatro anos de doutorado. Seu companheirismo, paciência, compreensão, carinho e amizade foram determinantes para que aqui eu pudesse chegar. Sentimentos dos quais nunca poderei esquecer. Por tudo, meu muito obrigada!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	iv
SUMÁRIO.....	vi
PREFÁCIO.....	viii
REFERÊNCIAS.....	x
LISTA DE TABELAS.....	xii
LISTA DE FIGURAS.....	xiii
RESUMO.....	xviii
ABSTRACT.....	xix
INTRODUÇÃO.....	1
A Família Syrphidae.....	1
O Gênero <i>Toxomerus</i> Macquart, 1855.....	5
Breve histórico de <i>Toxomerus</i> Macquart.....	8
OBJETIVOS.....	12
MATERIAL E MÉTODOS.....	13
Táxons Terminais.....	13
Caracteres.....	21
Análise Cladística.....	22
Terminologia.....	25
Dissecções.....	26
Análise dos Escleritos Pró-torácicos.....	26
Microscopia Eletrônica.....	26
RESULTADOS.....	27
Lista de caracteres.....	27
Cabeça.....	27
Tórax.....	31
Pernas.....	36

Asa.....	38
Abdome.....	41
Genitália feminina.....	43
Genitália masculina.....	44
 Análise Cladística.....	 68
Hipótese Filogenética.....	70
DISCUSSÃO.....	88
Hipótese filogenética para discussão dos resultados.....	88
Hipótese filogenética.....	90
‘O Clado <i>Toxomerus</i> e Grupos-Externos’	90
‘Clados e Relacionamentos Internos à <i>Toxomerus</i> ’	91
 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	 103
CONCLUSÕES.....	104
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	108

PREFÁCIO

Desde a Antiguidade se conhece a importância de se classificar. Já no início da humanidade se reconhecia a necessidade da existência de nomes e de conhecimento acerca de entidades individuais para que a comunicação fosse facilitada. Essa idéia permanece até os dias atuais e é válida também perante a comunidade científica no tocante ao estudo da biodiversidade.

Uma das primeiras tentativas de se classificar e dar nomes aos seres vivos foi feita pelo filósofo grego Aristóteles, ainda no século IV antes de Cristo, reconhecendo grupos com base em características gerais e artificiais tal como modo de vida, ações e aspectos físicos. Esse sistema perdurou por quase 2000 anos até que a Taxonomia foi formalizada por Karl von Linné (1758), dando início à classificação científica moderna ao sistematizar a natureza em categorias hierárquicas: reino, classe, ordem, gênero, espécie; e ao definir bases sólidas para nomenclatura biológica através do método binomial. Linnaeus (1758) agrupava espécies com base em suas características morfológicas compartilhadas, tratando-as como entidades fixas ao longo do tempo.

Com o passar do tempo e o aumento dos conhecimentos acerca da diversidade biológica, a idéia de que as espécies mudam ao longo do tempo foi reconhecida, juntamente com a transmissão de características de uma geração à outra. No século XIX desenvolveu-se então a Teoria da Evolução Biológica por Darwin (1859), que foi a base necessária ao posterior desenvolvimento da Sistemática Filogenética (Hennig 1950, 1966), ponto focal da pesquisa desenvolvida na presente tese.

Em 1950/66, o entomólogo alemão Willi Hennig introduziu uma nova forma de proposição de hipóteses de agrupamento, baseando-se fortemente em seus estudos com Diptera. Acontecido este que acabou revolucionando a natureza da sistemática. Hennig demonstrou como essa ciência deve refletir a história evolutiva dos grupos em uma relação de descendência com ancestralidade comum, fornecendo uma definição precisa de relacionamento biológico e desenvolvendo uma metodologia capaz de reconstruir as relações de parentesco entre as espécies. Surgia então a sistemática filogenética como uma ciência que agrupa organismos que compartilham caracteres derivados (Hennig 1950, 1966), sendo

amplamente aceita nos dias de hoje perante a comunidade científica, como a forma mais adequada de se classificar organismos vivos.

Apesar de o sistema proposto por Linnaeus ser ainda bastante utilizado em função de sua clareza e menor complexidade, sabe-se que em diversos casos os grupos determinados são artificiais servindo unicamente para revelar conhecimento relativo à identificação. O mesmo ocorre com as entidades definidas dentro de outras escolas da sistemática baseadas essencialmente em similaridade total, como é o caso da fenética. A sistemática filogenética, por outro lado, permite o reconhecimento de grupos naturais ou monofiléticos, revelando informações adicionais acerca da evolução dos organismos (Wiley 1991). À luz da evolução, a definição de grupos formados por indivíduos que não compartilhem uma história comum, não faz sentido. A partir de táxons monofiléticos, estudos de biogeografia, coevolução, evolução molecular, taxas de evolução, ecologia e etc. tornam-se potencialmente mais produtivos (Wiley 1991). Assim, a sistemática filogenética forma a base de todos os outros campos da biologia comparativa (Lipscomb 1998).

É nesse contexto que o presente trabalho busca estudar filogeneticamente um dos gêneros da família Syrphidae mais abundantes no Novo Mundo, *Toxomerus* Macquart, 1855 (Metz & Thompson 2001). Esse gênero foi proposto em 1855 e desde então muita controvérsia surgiu com relação a sua validação, levando a maioria de suas espécies a serem descritas em outros grupos. Isso porque *Toxomerus* constitui um táxon composto historicamente por caracteres de difícil interpretação e que acabam se sobrepondo aos de outros gêneros desta família, tal como *Ocyptamus* Macquart 1834 (Thompson 1999).

Apesar da existência de estudos de revisão taxonômica em *Toxomerus*, estes se destinam a pequenos grupos de suas espécies (Metz & Thompson 2001; Borges & Couri 2009). Em contraste o gênero é grande, constituindo-se por aproximadamente 150 espécies descritas (Thompson 1976), na sua maioria em trabalhos distintos (Gerdes 1975; Harbach 1974, 1984; Hull 1951; Thompson 1981). Nesse sentido, a realização de um estudo que englobe suas espécies de uma forma mais generalizada faz-se necessário, na busca de uma definição mais robusta e resolvida para o gênero.

A partir disso o desenvolvimento de uma análise filogenética (cladística) envolvendo o maior número possível destas espécies foi escolhido para esta tese, por ser um estudo promissor no aumento de conhecimentos acerca do grupo. A pesquisa que será exposta e

discutida nas próximas páginas visa responder perguntas tais como: “*Toxomerus* é um táxon monofilético?”, “Qual o relacionamento evolutivo entre suas espécies?”, “Sua divisão em subgêneros é possível como tentativa de obter maior resolução taxonômica?”, “Como este grupo tem evoluído?”, “Qual seu relacionamento filogenético com gêneros próximos usados como grupos-externos na análise?”, entre outros questionamentos. Até o presente momento nenhum estudo com este enfoque foi desenvolvido com o táxon.

Além deste estudo ter importância relacionada a eminente necessidade de se conhecer cada vez mais a biodiversidade em nosso planeta (Wilson 1988; Savage 1995), futuras pesquisas relativas às espécies analisadas, assim como à família a que pertencem, poderão ser subsidiadas pelo presente trabalho. A abundância de representantes de *Toxomerus* nas Américas e o caráter predador de afídeos (pragas agrícolas) da maioria de suas larvas (Metz & Thompson 2001) demonstram ainda mais o valor de se conhecê-lo melhor, inclusive pelo seu possível interesse econômico, destacando a necessidade de estudos que o enfoquem.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Borges, Z. M. & Couri, M. S. (2009) Revision of *Toxomerus* Macquart, 1855 (Diptera: Syrphidae) from Brasil with synonymic notes, identification key to the species and description of three new species. *Zootaxa*, 2179: 1–72.

Darwin, C. (1859) *On The Origin of Species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. [1st edition].

Gerdes, C. (1975) Notes on types of *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae). *Entomological News*, 86: 13–22.

Harbach, R. E. (1974) A new Neotropical syrphid fly: *Mesograpta apegensis* (Diptera: Syrphidae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 76: 31–34.

Harbach, R. E. (1984) A new species of *Toxomerus* (Diptera, Syrphidae) from Brazil, with notes on three related species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 86: 840–844.

Hennig, W. (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin. Deutsche Zentral Verlag. 370pp.

Hennig, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. Translated by D. D. Davis and R. Zangerl. Urbana: University of Illinois Press. 263pp.

Hull, F. M. (1951) New species of *Mesogramma* (Diptera: Syrphidae). *American Museum Novitates*, 1480: 1–22.

Linnaeus, C. (1758) *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Laurentius Salvius: Holmiae. ii, 824 pp.

Lipscomb, D. (1998) *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University, Washington D. C. 75pp.

Metz, M. & Thompson, F. C. (2001) A revision of the larger species of *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae) with description of a new species. *Studia Dipterologica*, 8: 225–256.

Savage, J. M. (1995) Systematics and the Biodiversity Crisis. *BioScience*, 45: 673–679.

Thompson, F. C. (1976) *Catalogue of the Americas South of the United States: Family Syrphidae*. Vol. 46. Museu de Zoologia, São Paulo. 195 pp.

Thompson, F. C. (1981) The flower flies of the West Indies (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 9: 4–200.

Thompson, F. C. (1999) A key to the genera of flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical Region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology International*, 3: 319–378.

Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. & Funk, V. A. (1991) *The Compleat Cladistic, a primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication N° 19. The University of Kansas Printing Service, Lawrence, Kansas, USA. x + 1–158pp.

Wilson, E. O. (1988) *Biodiversity*. The National Academy Press. Washington, D. C. 521pp.

LISTA DE TABELAS

TABELA I. Principais classificações de subfamílias e tribos de Syrphidae (modificado de Morales 2011).....	4
TABELA II. Táxons terminais da análise e suas respectivas distribuições registradas. Espécies em destaque cinza correspondem ao grupo-externo.....	14
TABELA III. Sexo (s) presente (s) nas análises para cada espécie terminal investigada e disponibilidade (x) de material-tipo. ‘-’ indica a ausência de material-tipo.....	18
TABELA IV. Matriz dos estados dos caracteres. (-) estado inaplicável; (?) caráter não observado; (*) estados 0 e 1; (\$) estados 1 e 2; (!) estados 2 e 3.....	46
TABELA V. Número (Nº) de árvores, <i>fit</i> da árvore obtida, comprimentos e índices de consistência (I.C.) e retenção (I.R.) para cada um dos esquemas de pesagem testados.....	86
TABELA VI. Índices de consistência e retenção de cada caráter, indicados pela sua respectiva numeração (1-87). Os valores mostrados encontram-se em porcentagem. ‘-’ representa caracteres não informativos na filogenia.....	87

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Padrão alar característico da família Syrphidae.....	2
FIGURAS 2–3. (2) Processo pós-anal esclerotizado (ppa) surgindo dos apódemas surstilares fusionados e projetando-se entre a base dos surstilus (Modificado de Vockeroth 1969). (3) Reentrância na margem posterior dos olhos, situada ao nível ou dorsalmente ao nível das antenas e tubérculo facial (tf) bem desenvolvido.....	6
FIGURA 4. Filogenia molecular da subfamília Syrphinae (Modificado de Mengual <i>et al.</i> 2008). O gênero <i>Ocyptamus</i> mostrou-se parafilético em relação à <i>Toxomerus</i> e ao subgênero <i>Salpingogaster</i> (<i>Eosalpingogaster</i>).....	9
FIGURAS 5–13. Cabeça, vista lateral: (5) <i>O. fuscipennis</i> , macho; (6) <i>T. vertebratus</i> , macho; (7) <i>T. aquilinus</i> , fêmea; (8) <i>T. idalius</i> , macho; (9) <i>T. virgulatus</i> , fêmea; (10) <i>T. costalis</i> , fêmea; (11) <i>S. nigra</i> , fêmea; (12) <i>S. nigra</i> , macho; (13) <i>S. phaeostigma</i> , macho.....	56
FIGURAS 14–19. Cabeça, vista dorsal: (14) <i>T. aquilinus</i> , macho; (15) <i>S. nigra</i> , macho; (16) <i>T. incaicus</i> , macho; Cabeça, vista frontal: (17) <i>T. jussiaeae</i> , macho; (18) <i>T. vertebratus</i> , macho; (19) <i>T. flaviplurus</i> , fêmea. tv: triângulo vertical; a barra vertical branca indica a extensão da área representada pelo triângulo vertical.....	57
FIGURAS 20–23. Cerdas modificadas do occipício (Microscopia eletrônica): (20) <i>S. phaeostigma</i> ; (21) <i>O. fuscipennis</i> ; (22) <i>O. fascipennis</i> ; (23) <i>Toxomerus</i> sp.....	57
FIGURAS 24–26. Protórax, vista lateral: (24) <i>O. fuscipennis</i> ; (25) <i>T. steatogaster</i> . Escuto, vista latero-anterior: (26) <i>O. fuscipennis</i> . bs: basisterno. cac: colar anterior de cerdas distintas. As setas pretas indicam a posição do basisterno.....	58
FIGURAS 27–30. Basisterno: (27) <i>T. politus</i> ; (28) <i>T. dispar</i> . Anteppronoto, vista dorsal: (29) <i>S. phaeostigma</i> ; (30) <i>T. intermedius</i> . plv: projeção lateroventral do basisterno; fs: furcasterno; atprn: anteppronoto.....	58

FIGURAS 31–36. Escuto, vista dorso-lateral: (31) <i>T. costalis</i> ; (32) <i>T. politus</i> . Escutelo, vista dorsal: (33) <i>T. costalis</i> ; (34) <i>T. saphiridiceps</i> . Escutelo, vista lateral: (35) <i>T. intermedius</i> ; (36) <i>T. costalis</i>	59
FIGURAS 37–42. Anepisterno posterior, vista lateral: (37) <i>T. incaicus</i> ; (38) <i>T. flaviplurus</i> . Anepisterno posterior, vista fronto-lateral: (39) <i>T. dispar</i> . Catepisterno, vista lateral, mácula dorsal: (40) <i>T. pulchellus</i> . Plúmula: (41) <i>T. mutuus</i> ; (42) <i>T. intermedius</i> . apst I: anepisterno anterior; apst II: anepisterno posterior; ctpst: catepisterno; aepm I: anepímero anterior; aepm II: anepímero dorsomedial; pl: plúmula. As setas brancas indicam o limite ventral de distribuição das cerdas do 1/3 anterior do apst II.....	60
FIGURAS 43–45. Ponte pós-metacoxal: (43) completa, <i>S. nigra</i> ; (44) incompleta, <i>T. dispar</i> . Antetergito (att): (45) <i>T. aquilinus</i>	60
FIGURAS 46–54. Metafemur, vista lateral: (46) <i>T. geminatus</i> , macho; (47) <i>T. mutuus</i> , macho; (48) <i>T. sylvaticus</i> , macho; (49) <i>T. teliger</i> , macho. Metafemur, vista ventral: (50) <i>T. geminatus</i> , macho. Metatíbia, vista lateral: (51) <i>T. occidentalis</i> ; (52) <i>T. costalis</i> . Mesobasotarsômero (bt): (53) <i>S. nigra</i> , fêmea; (54) <i>T. dispar</i> , fêmea. pvsb: processo ventral sub-basal; extexo: extensão do exoesqueleto a partir do processo ventral sub-basal.....	61
FIGURAS 55–56. Metafemur, vista ventral: (55) <i>S. nigra</i> , macho. Metafemur, vista lateral: (56) <i>T. dispar</i> , macho.....	62
FIGURAS 57–59. Asa, vista dorsal: (57) <i>O. fuscipennis</i> ; (58) <i>S. nigra</i> ; (59) <i>T. saphiridiceps</i> . As indicações feitas representam células e veias de uma asa. es: veia espúria.....	62
FIGURAS 60–61. Célula <i>cup</i> , vista dorsal: (60) <i>T. saphiridiceps</i> ; (61) <i>T. lacrymosus</i> . As setas indicam a célula em questão.....	63
FIGURAS 62–63. Asa, metade basal, vista dorsal: (62) <i>T. sylvaticus</i> , macho; (63) <i>T. costalis</i> , macho.....	64

FIGURAS 64–67. Célula costal, vista dorsal: (64) *T. dispar*; (65) *T. saphiridiceps*. Álula, vista dorsal: (66) *T. pichinchae* (67) *T. intermedius*. As setas indicam a área em questão para cada figura.....65

FIGURAS 68–71. Base da asa: (68) *T. intermedius*, macho; (69) *T. anthrax*, macho. Tégula: (70) *T. teliger*, macho; (71) *T. geminatus*, macho. As setas indicam a estrutura em questão.....65

FIGURAS 72–76. Abdome, vista dorsal: (72) *T. pulchellus*, macho; (73) *T. ciliatus*, macho; (74) *T. undecimpunctatus*, macho; (75) *O. fascipennis*, macho. Abdome, vista ventral: (76) *S. phaeostigma*, macho. A numeração indica os esternos pré-abdominais.....66

FIGURAS 77–85. Primeiro tergo abdominal: (77) *T. dispar*; (78) *T. geminatus*; (79) *T. pulchellus*. Tergo V, fêmea: (80) *T. steatogaster*; (81) *T. geminatus*; (82) *O. fuscipennis*. Tergo VIII, macho: (83) *T. lacrymosus*; (84) *T. flaviplurus*. Tergo II, vista posterior: (85) *T. pulchellus*, macho. As setas indicam a estrutura em questão para cada figura.....66

FIGURAS 86–88. Genitália feminina, tergos VII e VIII: (86) *T. intermedius*; (87) *T. verticalis*; (88) *T. brevifacies*.....67

FIGURAS 89–97. Genitália masculina. Epândrio e estruturas associadas, vista dorsal: (89) *T. occidentalis*; (90) *S. phaeostigma*; (91) *T. flaviplurus*. Surstilos, apódema surstilar e processo pós-anal, vista dorsal: (92) *T. norma*. Epândrio e estruturas associadas, vista lateral: (93) *T. undecimpunctatus*. Epândrio, Hipândrio e estruturas associadas, vista lateral: (94) *T. sylvaticus*; (95) *T. floralis*. Lobo superior, vista lateral: (96) *T. norma*. Hipândrio e estruturas associadas, vista dorsal: (97) *T. flaviplurus*. srst: surstilos; ppa: processo pós-anal; cs: cercus; ep: epândrio; apsrst: apódema surstilar; apaed: apódema do aedeago; ls: lobo superior; hip: hipândrio; pjdaed: projeção dorsal do aedeago; pd: processo dorsal do lobo superior; lbi: lobo interno no lobo superior.....67

FIGURA 98. Relações filogenéticas entre as espécies de *Toxomerus*. Cladograma de consenso estrito dos dois cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem igual dos

caracteres (539 passos, I.C. = 20 e I.R. = 65). Os números abaixo de cada ramo indicam o valor do suporte de Bremer absoluto.....69

FIGURA 99. Relações filogenéticas entre as espécies de *Toxomerus*. Cladograma mais parcimonioso obtido sob pesagem implícita dos caracteres, $k = 6$ (566 passos, I.C. = 19 e I.R. = 63). Os números abaixo de cada ramo indicam o valor do suporte de Bremer relativo (expressos em porcentagem).....71

FIGURA 100. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento entre as espécies usadas como grupo-externo e monofilia de *Toxomerus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....72

FIGURA 101. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento entre as espécies de *Toxomerus* situadas na base do cladograma do gênero. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....73

FIGURA 102. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento de *T. bistrigus*, *T. verticalis* e *T. parvulus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Clados A e B apontados no esquema ao lado. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....74

FIGURA 103. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies do clado A, didaticamente assim nomeado com o objetivo de facilitar a apresentação e discussão dos resultados. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....76

FIGURA 104. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies mais basais no denominado clado B. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....78

FIGURA 105. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento de *T. incaicus*, *T. vertebratus*, *T. calceolatus*, *T. rohri* e espécies do chamado grupo *floralis* de espécies. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....80

FIGURA 106. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies *T. pulchellus*, *T. pictus*, *T. apegensis*, *T. musicus*, *T. lacrymosus*, *T. polygraphicus*, *T. aeolus* e *T. politus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....81

FIGURA 107. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Clado formado por espécies do grupo *duplicatus* (Curran 1930). A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....83

FIGURA 108. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Clado formado por espécies dos *Toxomerus* “de grande porte” (Metz & Thompson 2001). A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, e círculos vazados representam transformações múltiplas.....85

RESUMO

Toxomerus pertence à tribo monotípica Toxomerini e distribui-se caracteristicamente no Novo Mundo. Corresponde a um dos gêneros com maior número de espécies dentro de Syrphidae, compreendendo aproximadamente 150 espécies descritas, das quais 103 nomes são atualmente tidos como válidos. Com o objetivo de esclarecer as relações filogenéticas envolvendo suas espécies, bem como a monofilia do gênero, foram desenvolvidas análises cladísticas através de parcimônia, utilizando caracteres morfológicos extraídos de indivíduos adultos. Foram estudados 78 terminais, dos quais 72 espécies corresponderam à *Toxomerus* e as outras seis foram incluídas como grupos-externos da análise. Pesagem igual e implícita dos caracteres foram realizadas, com a segunda preferida em relação à primeira. *Toxomerus* mostrou-se monofilético, tendo sua origem natural bem suportada neste estudo. Internamente à *Toxomerus*, clados de espécies foram formados permitindo o reconhecimento do relacionamento filogenético entre elas, além de indicarem grupos naturais com bom suporte dentro do gênero. Muitos dos relacionamentos observados foram previamente sugeridos por estudos taxonômicos dessas espécies, e congruência entre a topologia apresentada e a filogenia molecular envolvendo 36 espécies de *Toxomerus* também foi encontrada. Foi observado um padrão filogenético referente à maculação abdominal característica das espécies de *Toxomerus*, sugerindo que os padrões mais complexos formados por vitas e fascias amarelas e escuras derivaram a partir de formas que inicialmente possuíam abdome totalmente escuro. Em geral, na base do cladograma estiveram aquelas espécies com padrão abdominal tendendo ao mais escuro, sendo subsequente derivadas por espécies com padrão tendendo ao mais claro. Seguindo a tradição taxonômica para o táxon analisado, decidiu-se por não se realizar classificação sub-genérica. O estudo realizado é o primeiro usando morfologia para *Toxomerus* e também o que compreende o maior número de terminais já desenvolvido para esse gênero.

Palavras-chave: morfologia, moscas-das-flores, Novo Mundo, relacionamentos filogenéticos.

ABSTRACT

Toxomerus belongs to the monotypic tribe Toxomerini and is found in the New World. It is one of the most speciose genera within Syrphidae, comprising approximately 150 described species and 103 names currently taken as valid. Aiming to clarify phylogenetic relationships within this genus, and its monophyly as well, cladistic analyses under parsimony were performed using morphological characters from adult specimens. This study included 78 terminals, being 72 species of *Toxomerus* and six species corresponding to the outgroup. Analyses using equal weighting and implied weighting were carried out, with the second scheme being preferred to present the final results. *Toxomerus* proved to be monophyletic, with its natural origin well supported by this study. Clades of species were found within *Toxomerus*, which indicate the phylogenetic relationships between them, and natural clusters with substantial support within the genus, as well. A quantity of observed relationships was previously suggested by taxonomic studies of these species, and was also observed congruence between the present topology and the molecular phylogeny including 36 species of *Toxomerus*. A phylogenetic pattern concerning abdominal markings characteristic of *Toxomerus* species, was observed, suggesting that more complex patterns formed by yellow and dark vittae and fasciae are derived from that forms which initially had abdomen completely dark. In general, those species with abdominal pattern tending to be darker were on the base of the cladogram, being subsequently derived by species with lighter abdomen. Following the taxonomic tradition for the analyzed taxa, subgeneric classification was not undertaken. The present study is the first using morphology for *Toxomerus* species and also the one that uses the largest number of terminals already developed for the genus.

Key-words: flower flies, morphology, New World, phylogenetic relationships.

INTRODUÇÃO

A FAMÍLIA SYRPHIDAE

Syrphidae (Diptera / Aschiza) está constituída por aproximadamente 6000 espécies descritas, alocadas em 202 gêneros (Thompson *et al.* 2010). Representa uma das famílias da ordem Diptera com maior número de espécies, tendo seus representantes classificados atualmente nas seguintes subfamílias e respectivas tribos: Syrphinae, com as tribos Bacchini, Paragini, Syrphini e Toxomerini; Eristalinae, composta por Brachyopini, Calliceratini, Cerioidini, Eristaliini, Eumerini, Milesiini, Pipizini, Rhingiini e Volucellini; e Microdontinae, com a tribo Microdontini.

Seus indivíduos encontram-se amplamente distribuídos pelo mundo, à exceção originalmente da região Antártica e algumas ilhas oceânicas remotas. Este padrão de distribuição, entretanto, tem sido influenciado pela ação humana, fazendo com que ilhas como Hawaí, anteriormente inabitadas por essas moscas, possuam atualmente sirfídeos nela residentes (Vockeroth & Thompson 1987). Entre as regiões biogeográficas, a Neotropical é a mais diversa, contendo em torno de 1600 espécies pertencentes a 60 gêneros, além de inúmeras outras ainda desconhecidas, podendo-se facilmente ser duplicado o número já demarcado para a Região (Thompson 1999).

As moscas desta família são comumente conhecidas pelo hábito de visitação floral, a partir do qual obtém néctar e pólen para sua alimentação, além de um lugar apropriado para acasalamento. Por este motivo são vulgarmente conhecidas como moscas-das-flores (na literatura de língua inglesa são também chamadas *hoverflies*, moscas que pairam no ar, em referência a sua capacidade de voo). Assim, ao se alimentarem acabam carregando pólen de uma planta à outra e dessa forma podem apresentar importância econômica como organismos polinizadores (Thompson 1981; Sugiura 1996; Jarlan *et al.* 1997).

Enquanto sirfídeos adultos caracterizam-se por esse comportamento, os estágios imaturos possuem comportamento mais variado (Vockeroth & Thompson 1987; Thompson *et al.* 2010). Larvas de Eristalinae podem ser predadoras, saprófagas, coprófagas, micófagas, fitófagas, filtradoras aquáticas, ou ainda causadoras de miíases em seres humanos (Thompson 1981; Vockeroth & Thompson 1987; Rotheray & Gilbert 1999). As de Syrphinae, na qual está alocado o gênero objeto deste estudo, em sua maioria predam insetos, especialmente afídeos (Aphidoidea), mas também imaturos de Coleoptera, Lepidoptera e

Thysanoptera (Thompson 1981; Vockeroth & Thompson 1987; Thompson & Ghorpadé 1988). Este comportamento lhes confere importância em atividades de controle biológico como predadores de diversas pragas agrícolas (Colley & Luna 2000; Auad 2003). As larvas de Microdontinae, por sua vez, possuem associação com ninhos de formigas, alimentando-se de ovos, larvas e pupas destes insetos (para uma revisão mais detalhada dos modos de alimentação e habitat de imaturos em Syrphidae, ver Rotheray & Gilbert 1999).

Outra característica quase que comum às espécies de Syrphidae é a sua capacidade de mimetizar representantes da ordem Hymenoptera, mostrando dessa forma característicos padrões de coloração. São encontradas moscas de cor preta à amarela, havendo freqüentemente a mistura destas em muitas espécies. Indivíduos verdes ou azuis metálicos, acinzentados, marrom e de coloração fosca podem também ser encontrados (Vockeroth & Thompson 1987).

De uma forma geral a família caracteriza-se por moscas pequenas à grandes, delicadas a marcadamente robustas, variando de 4-25 mm de comprimento (Vockeroth & Thompson 1987). A variação envolvendo tamanho, cores e morfologia, é grande tanto nos adultos como nos imaturos. Nestes últimos essa variação ocorre principalmente em função dos diversos modos de vida encontrados. Apesar dessa grande diversidade de padrões morfológicos, moscas da família Syrphidae são facilmente reconhecidas por um padrão de venação conspícuo (Fig. 1): presença de uma veia vestigial denominada espúria, situada entre as veias radial (RS) e medial (M), embora nem todas as espécies a possuam; células basais r, bm e cup longas; células apicais r 4+5 e dm fechadas, formando uma borda falsa paralela à margem posterior da asa (Thompson *et al.* 2010; Zumbado 2006).

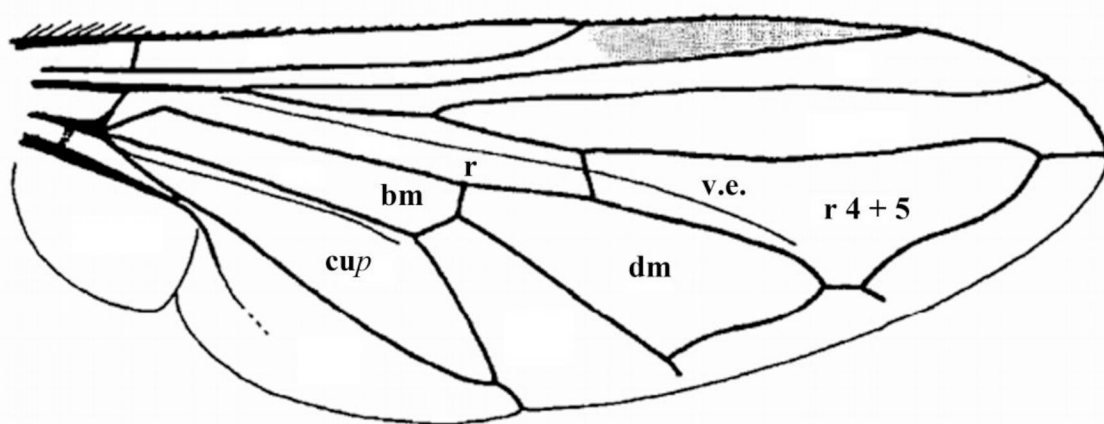


FIGURA 1. Padrão alar característico da família Syrphidae. v.e. = veia espúria.

Syrphidae *sensu lato* foi primeiramente reconhecida por Latreille (1802), mantendo seu *status* inalterado até os dias atuais. Sua classificação interna por outro lado, passou por muita controvérsia (ver Tabela I) até se chegar ao consenso presente de três subfamílias contendo 14 tribos (Thompson 1969; Thompson 1972, 1975; Vockeroth & Thompson 1987; Vockeroth 1969, 1992). É importante destacar que essa classificação tradicional para a família baseia-se fortemente em caracteres de adultos e foi adotada por conveniência, sendo os caracteres provenientes de fonte diferenciada (p. ex. imaturos) a causa da falta de consenso entre os pesquisadores (Ståhls *et al.* 2003). Por este motivo a classificação de Syrphidae é ainda nos dias atuais alvo de inúmeros estudos que tentam endereçar a origem natural de seus agrupamentos (Rotheray & Gilbert 1999; Ståhls *et al.* 2003, 2004; Mengual *et al.* 2008; Vujic *et al.* 2008; Morales 2011).

Quanto à sua filogenia, a família tem se mostrado monofilética. Embora diversos trabalhos iniciais discutam relacionamentos evolutivos envolvendo Syrphidae e seus grupos internos (Hull 1949a; Goffe 1952; Glumac 1960; Vockeroth 1969; Thompson 1972; Shatalkin 1975a,b), quatro trabalhos principais, mais recentes, corroboram esse resultado através de metodologias que seguem os preceitos da sistemática filogenética: Rotheray & Gilbert (1999); Skevington & Yeates (2000); Ståhls *et al.* (2003); Hippa & Ståhls (2005). Cada um destes utilizando-se da avaliação de dados caracteristicamente diferentes e oferecendo assim bom suporte à origem única da família.

Rotheray & Gilbert (1999) estudaram o relacionamento filogenético entre os gêneros de Syrphidae paleárticos, utilizando para tanto caracteres morfológicos de larva. Skevington & Yeates (2000) propuseram uma hipótese filogenética para a superfamília Syrphoidea, desta vez com base em caracteres moleculares de genes mitocondriais (12S e 16S) e morfologia de Pipunculidae. Esses autores obtiveram bom suporte para o relacionamento (Pipunculidae + Syrphidae), embora o mesmo para monofilia de Syrphidae tenha sido limitado. Ståhls *et al.* (2003), por sua vez, inferiram a monofilia da família a partir de uma análise combinada de dados moleculares e morfológicos, e por fim, Hippa & Ståhls (2005), com morfologia unicamente de adultos, chegaram igualmente ao resultado já estabelecido pelos trabalhos anteriores.

O provável grupo-irmão de Syrphidae, tendo por base estudos morfológicos, é Pipunculidae (Griffiths 1972; McAlpine 1989). Vale destacar, entretanto, que embora esse relacionamento seja considerado desde longa data, foi recentemente questionado pelo uso de dados moleculares e morfológicos combinados (Wiegmann *et al.* 2011). Wiegmann *et al.*

TABELA I. Principais classificações de subfamílias e tribos de Syrphidae (modificado de Morales 2011).

Newman 1834	Rondani 1856-1857	Schiner 1864	Williston 1887	Kertész 1910	Shannon 1921-1923	Hull 1949c	Shiraki 1949	Goffe 1952	Wirth <i>et al.</i> 1965	Thompson <i>et al.</i> 1976
Chrysotoxites	Callicerinae	Cerinae	Cerinae	Ceroidinae	Ceroidinae	Calliceratinae	Bacchinae	Sphixinae	Milesinae	Microdontinae
Syrphites	Eristalinae	Chrysotoxinae	Eristalinae	Chrysotoxinae	Chilosinae	Ceroidinae	Brachyopinae	Pipizini	Callicerini	Milesinae
	Microdoninae	Eristalinae	Eristalinae	Lampetinae	Eristalinae	Chelosinae	Callicerinae	Sphixini	Ceroidini	Callicerini
	Syrphinae	Microdoninae	Milesini	Microdoninae	Microdoninae	Chelosini	Ceroidinae	Splomyini	Chelosini	Ceroidini
	Volucellinae	Milesinae	Sercomyini	Syrphinae	Milesinae	Chrysogasterini	Chilosinae	Tubiferini	Chrysogasterini	Chelosini
		Sercomyinae	Xylotini	Volucellinae	Nausigasterinae	Myioleptini	Cinxinae	Volucellini	Eristalini	Chrysogasterini
		Syrphinae	Syrphinae	Zelirinae	Sercomyinae	Pipizini	Chrysotoxinae	Zelirini	Eumerini	Eristalini
		Volucellinae	Bacchini		Syrphinae	Rhingiini	Eristalinae	Syrphinae	Merodontini	Eumerini
			Brachyopini		Volucellinae	Sphixini	Eumerinae	Chrysotoxini	Microdonini	Milesini
			Chilosini		Zelirinae	Chrysotoxinae	Graptomyzinae	Sphaerophorini	Milesini	Pipizini
			Melanostomini			Eristalinae	Lampetinae	Stenosyrphini	Myioleptini	Sercomyini
			Microdonini			Helophilini	Merapioidinae	Syrphini	Nausigasterini	Volucellini
			Peleocerini			Eumerinae	Microdoninae		Peleocerini	Syrphinae
			Sphixini			Microdoninae	Milesinae		Sercomyini	Chrysotoxini
			Syrphini			Peleoceratinae	Nausigasterinae		Volucellini	Melanostomatinae
						Psarna	Peleocerinae		Syrphinae	Paragini
						Sercomyinae	Psarna		Bacchini	Syrphini
						Syrphinae	Sphixinae		Chrysotoxini	Toxomerini
						Melanostomini	Syrphinae		Melanostomatini	
						Syrphini	Volucellinae		Paragini	
						Volucellinae	Zelirinae		Pipizini	
						Xylotinae			Syrphini	
Classificação atual	Syrphinae (Vockeroth 1969, 1992)	Eristalinae (Thompson 1972, 1975)	Microdoninae (Thompson 1969)							
	Toxomerini	Brachyopini	Microdonini							
	Bacchini	Callicerini								
	Paragini	Ceroidini								
	Syrphini	Eristalini								
		Merodontini								
		Milesini								

(2011) resolveram Pipunculidae como grupo-irmão de Schizophora, divergindo logo após Syrphidae na escala evolutiva e pondo assim, dúvidas quanto a real posição filogenética dessas duas famílias dentro da ordem Diptera.

A subfamília Syrphinae, a que *Toxomerus* Macquart pertence, foi encontrada como um agrupamento natural em todos os estudos filogenéticos descritos anteriormente para Syrphidae. É, portanto, aceita como monofilética de acordo com todas as bases de evidência (Thompson *et al.* 2010).

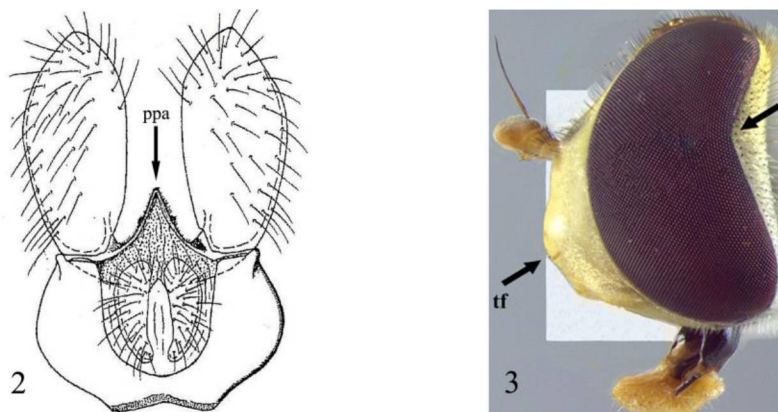
O GÊNERO *TOXOMERUS* MACQUART, 1855

Toxomerus (Macquart, 1855) pertence à tribo monotípica Toxomerini, subfamília Syrphinae (Vockeroth 1969). Sua distribuição é característica do Novo Mundo, estando as suas espécies entre as mais abundantes ao longo das porções temperadas e tropicais do continente americano. Existem registros desse gênero desde o sul do Canadá ao sul do Chile e Argentina (Thompson & Thompson 2006), sendo que o maior número de espécies ocorre nos neotrópicos, ao passo que na região Neártica são encontradas apenas 12 representantes (Pape & Thompson 2010). Considerado um dos gêneros com maior número de espécies dentro da família, são conhecidas mais de 150 espécies descritas para esse grupo, das quais 103 nomes são atualmente tidos como válidos (Thompson 1981; Borges & Couri 2009; Pape & Thompson 2010; Reemer 2010; Mengual 2011).

Os adultos desse gênero alimentam-se de pólen e néctar bem como a maioria dos demais sirfídeos (Thompson & Thompson 2006). Pouco se sabe, entretanto, com relação aos estágios imaturos da maior parte de suas espécies (Metz & Thompson 2001; Reemer & Rotheray 2009). Tradicionalmente, tem se assumido que as espécies de *Toxomerus*, sejam afidófagas enquanto larvas, como primariamente o são as de Syrphinae (Wirth *et al.* 1965; Rotheray & Gilbert 1999). Apesar disso, a biologia larval de apenas oito de suas espécies é conhecida, sendo que seis delas confirmam o comportamento predador (Rojo *et al.* 2003), enquanto duas outras são espécies exclusivamente fitófagas: *Toxomerus politus* (Say, 1823) e *Toxomerus apeiensis* (Harbach, 1974) (Smith 1974; Reemer & Rotheray 2009).

Quanto à sua morfologia, de acordo com Metz & Thompson (2001), as larvas desse gênero são facilmente reconhecidas pela disposição dos espiráculos posteriores. Os adultos, por outro lado, são mais facilmente identificados por caracteres de genitália masculina, sendo a presença de um processo pós-anal esclerotizado surgindo dos apódemas surstilares

fusionados e projetando-se entre a base dos surstilus, a principal característica que define o gênero e conseqüentemente a tribo Toxomerini (Fig. 2) (Vockeroth 1969). Externamente, apresentam uma distinta reentrância na margem posterior dos olhos, que se situa ao nível ou dorsalmente ao nível das antenas, tubérculo facial bem desenvolvido (Fig. 3) e característico padrão de máculas no abdome (Thompson 1981; Thompson 1999; Borges & Couri 2009).



FIGURAS 2–3. (2) Processo pós-anal esclerotizado (ppa) surgindo dos apódemas surstilares fusionados e projetando-se entre a base dos surstilus (Modificado de Vockeroth 1969). (3) Reentrância na margem posterior dos olhos, situada ao nível ou dorsalmente ao nível das antenas e tubérculo facial (tf) bem desenvolvido.

Toxomerus é um gênero que em geral compreende moscas pequenas (variando de 5,0 a 12 mm de comprimento), e que historicamente teve a definição de suas espécies embasada principalmente em característicos padrões de máculas (Thompson 1981; Borges & Couri 2009). Esta situação demarca um problema, dado que, embora suas espécies apresentem padrões únicos de coloração abdominal, tendem à perda destes, seguindo uma condição observada sempre que esse tipo de caráter é utilizado na delimitação de um táxon (Thompson 1981). Houve assim, a necessidade de que mais caracteres fossem utilizados na distinção e conseqüente identificação das espécies do gênero.

A partir da conscientização deste problema, outros caracteres têm sido aventados como possíveis sinapomorfias para essas espécies, como os de genitália masculina e feminina em alguns casos, constituindo padrões morfológicos alternativos aos padrões de coloração

(Curran 1930; Harbach 1974, 1984; Gerdes 1975; Thompson 1981; Metz & Thompson 2001; Borges & Couri 2009).

Estudos enfocando espécies do gênero têm sido desenvolvidos. Duas revisões já foram realizadas, limitando-se, contudo, a um determinado grupo de espécies: Metz & Thompson (2001), que revisaram as consideradas de “grande porte” (maiores que 9 mm de comprimento), totalizando 11 espécies, e Borges & Couri (2009) que revisaram aquelas com distribuição brasileira, totalizando 36 espécies. Dois outros estudos taxonômicos importantes também foram feitos provendo descrição de novos táxons e notas taxonômicas sobre algumas espécies (Thompson 1981; Thompson & Thompson 2006).

A primeira chave para *Toxomerus* foi publicada por Curran (1930) com a inclusão de 42 táxons. Anos depois, Hull (1943a) propôs uma nova chave, desta vez com a inclusão de 97 espécies. Mais recentemente Thompson (1981) publicou uma chave para as espécies com distribuição nas Antilhas, assim como Thompson & Thompson (2006) também o fizeram para as espécies chilenas desse gênero; e Metz & Thompson (2001) e Borges & Couri (2009) para as espécies estudadas em suas revisões.

Recentemente, Mengual *et al.* (2011) desenvolveram um estudo filogenético a partir de dados moleculares, com o objetivo de avaliar o relacionamento entre os gêneros com distribuição no Novo Mundo: *Ocyptamus* Macquart, 1834 e *Toxomerus*. Foram utilizadas 36 espécies do gênero estudado. *Toxomerus* mostrou-se monofilético, como um clado menor incluso em *Ocyptamus*. Internamente à *Toxomerus*, alguns grupos de espécies foram encontrados com bom suporte.

O estudo de Mengual *et al.* (2011) originou-se dos resultados obtidos com a filogenia molecular de Syrphinae, onde o relacionamento entre suas tribos foi investigado (Mengual *et al.* 2008). Nesse trabalho o gênero *Ocyptamus* mostrou-se parafilético em relação à *Toxomerus* e ao subgênero *Salpingogaster* (*Eosalpingogaster* Hull, 1949) (Thompson 1981) (Fig. 4). *Toxomerus* foi definido como monofilético, embora dentro de *Ocyptamus*, em um clado irmão de [*S. (Eosalpingogaster) conopida* + *O. melanorrhinus*], espécies da tribo Syrphini.

A tribo Syrphini, por sua vez, é a mais próxima morfologicamente de Toxomerini, diferindo desta por caracteres da genitália masculina (Vockeroth 1969), e possivelmente a mais próxima filogeneticamente também. Nas análises realizadas propondo filogenias para a família Syrphidae, *Toxomerus* em geral agrupou-se com gêneros pertencentes à essa tribo

(Rotheray & Gilbert 1999; Skevington & Yeates 2000; Ståhls *et al.* 2003; Hippa & Ståhls 2005). Isto ficou particularmente claro nos trabalhos de Mengual *et al.* (2008) e Mengual *et al.* (2011). O conhecimento dessas hipóteses de relacionamento é importante para o desenvolvimento do presente estudo no sentido de direcioná-lo com relação aos possíveis gêneros a serem utilizados como ‘*outgroups*’ no estabelecimento das relações filogenéticas dentro de *Toxomerus*.

Apesar da existência desses trabalhos, a realização de um estudo sistemático com morfologia, envolvendo as espécies de *Toxomerus* ainda não havia sido desenvolvido. Nesse sentido, o desenvolvimento de uma análise cladística, envolvendo o maior número possível de suas espécies, veio a ser pertinente. Assim, futuras pesquisas relativas às suas espécies, assim como à família a que pertence, poderão ser subsidiadas pelo presente trabalho. A abundância de seus representantes nas Américas e o caráter predador de afídeos (pragas agrícolas) da maioria de suas larvas demonstram ainda mais a importância de se conhecer melhor esse gênero, inclusive o seu possível interesse econômico, destacando a necessidade de estudos que o enfoquem.

BREVE HISTÓRICO DE *TOXOMERUS* MACQUART

O gênero *Toxomerus* foi originalmente proposto por Macquart (1855), com base em *Toxomerus notatus*, que atualmente é sinônimo de *T. geminatus* (Say, 1823). Desde então, muita controvérsia surgiu em relação à sua validação levando a maioria de suas espécies a serem inicialmente descritas em outros gêneros.

Mesogramma Loew, 1866 foi um desses gêneros, em que muitas das espécies que hoje estão em *Toxomerus* foram descritas. Loew (1866) o propôs em comparação a *Sphaerophoria* Lepeletier & Serville, 1828, distinguindo-o pelo padrão do mesonoto e triângulo vertical longo nos machos (Loew 1866). *Mesogramma parvula* Loew, 1866 (= *Toxomerus parvulus*) é a espécie-tipo do gênero.

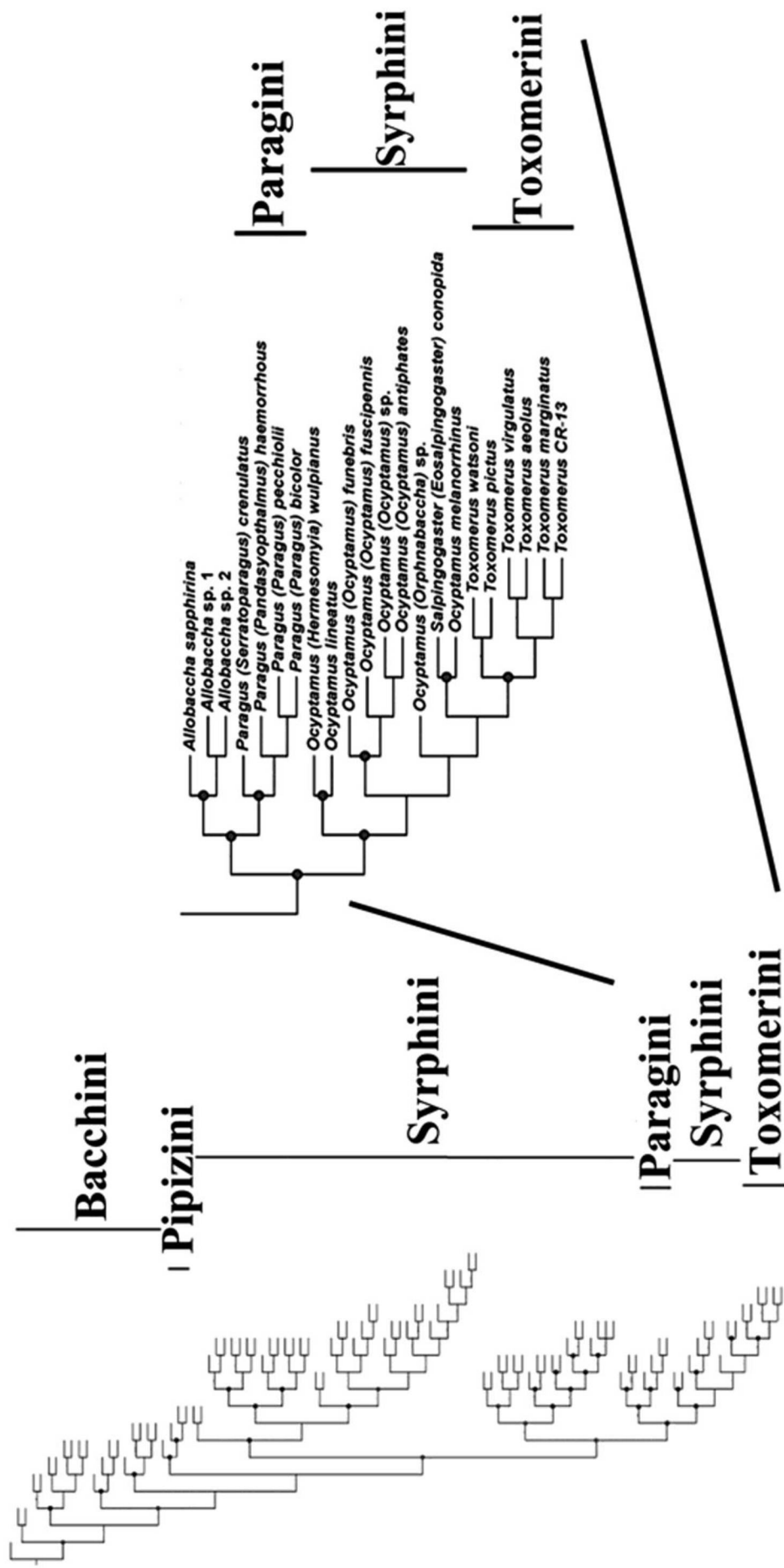


FIGURA 4. Filogenia molecular da subfamília Syrphinae (Modificado de Mengual *et al.* 2008). O gênero *Ocyptamus* mostrou-se parafilético em relação à *Toxomerus* e ao subgênero *Salpingogaster* (*Eosalpingogaster*).]

Schiner (1868) descreveu novas espécies para *Mesogramma*, além de realizar novas combinações para o gênero: *M. anchorata* (Macquart, 1842) (*Syrphus*) e *M. duplicata* (Wiedemann, 1830) (*Syrphus*). Em Loew (1872) *Mesogramma* foi renomeado *Mesograptia*, pois o nome *Mesogramma* já estava preocupado em Nomenclatura Botânica. Mais tarde, Bigot (1884) descreveu mais 15 espécies agora em *Mesograptia* Loew, 1872.

Osten Sacken (1878) reconheceu que *Mesograptia* e *Toxomerus* tratavam-se do mesmo táxon, optando, porém, pelo uso do sinônimo júnior *Mesograptia*. Da mesma forma, Kertész (1910) o fez no catálogo de Diptera, utilizando desta vez corretamente o sinônimo sênior *Toxomerus*. Neste trabalho, novas combinações foram feitas para esse gênero a partir de espécies inicialmente descritas em *Mesograptia*, *Mesogramma*, *Scaeva* Fabricius, 1805 e *Syrphus* Fabricius, 1775.

Subseqüentemente novas espécies continuaram a ser descritas tanto no gênero *Mesogramma* como em *Mesograptia*, ignorando Kertész (1910) (Brethes 1920; Hall 1927; Curran 1927, 1930, 1934; Hull 1930, 1940a-b, 1941a-d, 1942a-d, 1943a-c, 1948, 1949b-c, 1951a-b; Fluke 1950, 1953; Doesburg 1966). Contudo, novas espécies também foram sendo simultaneamente descritas em *Toxomerus*, embora em menor escala (Sack 1921, 1941; Curran 1922; Vige 1939).

A tribo Toxomerini foi erigida, pela primeira vez, por Enderlein (1938), contendo naquele momento 10 gêneros: *Toxomerus*; *Chasmia* Enderlein 1938 (= *Allograptia*); *Allograptia* Osten Sacken 1875; *Allograptina* Enderlein 1938 (= *Argentinomyia*); *Antiops* Enderlein 1938 (= *Toxomerus*); *Hybobathus* Enderlein 1938 (= *Ocyptamus*); *Mitrosphen* Enderlein 1938 (= *Toxomerus*); *Mesogramma* Loew 1866 (= *Toxomerus*); *Ocyptamus* e *Atrichosticha* Enderlein 1938 (= *Melanostoma*). Segundo Enderlein (1938) Toxomerini distinguia-se pela presença de cílios reduzidos na margem da calíptra e plúmula reduzida. Essa classificação, entretanto, baseou-se em caracteres pouco confiáveis ocasionando a inclusão de gêneros na realidade pertencentes a outras tribos.

Hull (1949a) foi o primeiro a analisar o arranjo dos táxons pertencentes à tribo proposta por Enderlein (1938). Nesse estudo, *Hybobathus* foi considerado subgênero de *Mesogramma*. Situação que posteriormente foi alterada por Metz & Thompson (2001), ao perceberem que a espécie-tipo de *Hybobathus* (*H. quadrilineatus*) tratava-se na realidade de um espécime do gênero *Ocyptamus*.

No catálogo de Diptera da América do Norte publicado por Wirth *et al.* (1965), o sinônimo *Mesograptia* foi utilizado para referir-se às espécies de *Mesogramma*, sendo o gênero *Toxomerus* tratado à parte e permanecendo assim como distinto aos táxons anteriores.

Foi Vockeroth (1969), que ao elaborar uma chave para as tribos da subfamília Syrphinae, definiu Toxomerini com a inclusão de um único gênero: *Toxomerus*. Nesse trabalho os gêneros *Mesogramma*, *Mesograptia*, *Mitrosphen* e *Antiops* foram sinonimizados com *Toxomerus*, tendo essa classificação base em caracteres da terminália do macho.

Harbach (1974) descreveu *Mesograptia apegensis* em contraposição a sinonimização feita em Vockeroth (1969). Apesar deste trabalho, *Toxomerus* foi considerado o mesmo táxon em relação à *Mesograptia*, *Mesogramma*, *Mitrosphen* e *Antiops* por todos os trabalhos subseqüentes que analisaram o gênero.

Gerdes (1974) descreveu uma nova espécie de *Toxomerus* do Equador, *T. pichinchae*.

Thompson *et al.* (1976) ao desenvolverem o catálogo de Diptera das Américas do Sul e Central, fizeram a última listagem das espécies de *Toxomerus*, aceitando naquele momento 143 espécies válidas na região, muitas das quais resultaram de novas combinações por ele designadas a partir de *Scaeva*, *Syrphus*, *Paragus* Latreille, 1804, *Mesogramma*, *Mesograptia*, *Mitrosphen*, *Melanostoma* Schiner, 1860 e *Baccha* Fabricius 1805.

Thompson (1981) realizou um estudo taxonômico dos *Toxomerus* das Antilhas, onde espécies foram descritas e outras sinonimizadas.

Uma nova espécie de *Toxomerus*, *T. sedmani*, foi descrita por Harbach (1984) a partir de uma re-análise da série tipo designada para *Mesograptia apegensis* em 1974.

Thompson & Thompson (2006) descreveram a espécie *T. schlingeri* com distribuição no Chile. Neste trabalho um estudo taxonômico dos *Toxomerus* com distribuição nesse país foi desenvolvido, havendo a sinonimização de um nome e apresentação de uma nova combinação para o gênero.

Finalmente dois últimos trabalhos de revisão taxonômica foram recentemente realizados com grupos de espécies de *Toxomerus*. Um deles analisou as espécies de “grande porte” desse gênero, com a descrição de uma nova espécie e uma nova combinação (Metz & Thompson 2001). O outro se trata da revisão das espécies com distribuição brasileira. Nesse estudo três novas espécies foram descritas, 27 sinonimizadas, seis novos registros identificados, com a apresentação final de 36 espécies para o Brasil (Borges & Couri 2009).

OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é propor uma hipótese filogenética para as espécies de *Toxomerus* a partir de caracteres morfológicos, com base em análise cladística.

Como objetivos específicos, o estudo pretende:

- Testar a monofilia do gênero em questão;
- Estabelecer as relações filogenéticas entre as espécies do gênero;
- Fornecer novos subsídios, como caracteres ainda não utilizados na taxonomia do gênero.

MATERIAL E MÉTODOS

TÁXONS TERMINAIS

Foram incluídos 78 táxons terminais no estudo. Destes, 72 correspondem à espécies do grupo interno, enquanto que seis deles são usados como grupo-externo. Uma lista contendo todas as espécies analisadas, com suas respectivas distribuições registradas pode ser observada na Tabela II.

O material examinado foi procedente das seguintes instituições, apresentadas inicialmente pelas suas siglas:

- CAS – California Academy of Sciences, São Francisco, EUA;
- CNC – Canadian National Collection of Insects, Ottawa, Canadá.
- DZUP – Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil;
- INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil;
- MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil;
- NMNH – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., EUA.
- OSUC – The Ohio State University, Charles A. Triplehorn Insect Collection, Columbus, EUA;
- PUC – RS – Pontifícia Universidade Católica, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil;
- SMF – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt, Alemanha;

O maior número possível de espécies foi utilizado, totalizando 70,3% dos nomes válidos existentes para *Toxomerus*. As espécies não incluídas correspondem àquelas em que exemplares para seu estudo não foram adquiridos por empréstimo ou coleta. Sempre que disponível, o macho e a fêmea de cada espécie foram observados. Foi analisado, quando possível, mais de um espécime com distribuição preferencialmente distinta para cada terminal, objetivando maior segurança na codificação do estado. Buscou-se ainda adquirir o exemplar-tipo, ou pelo menos da série-tipo, de cada espécie com o intuito de acessar sob bases mais seguras os caracteres de cada táxon. Na Tabela III estão descritos quais sexos

TABELA II. Táxons terminais da análise e suas respectivas distribuições registradas. Espécies em destaque cinza correspondem ao grupo externo.

Táxon Terminal	Distribuição
<i>Ocyptamus dimidiatus</i> (Fabricius, 1781)	Flórida (EUA); México ao Brasil
<i>Ocyptamus fascipennis</i> (Wiedemann, 1830)	Manitoba à Quebec (Canadá) até Texas e Flórida (EUA)
<i>Ocyptamus fuscipennis</i> (Say, 1823)	Canadá e EUA até México e Cuba
<i>Salpingogaster (Eosalpingogaster) cochenillivora</i> (Guerin-Meneville, 1848)	Texas (EUA) até Argentina
<i>Salpingogaster nigra</i> Schiner, 1868	México a Argentina
<i>Syrphus phaeostigma</i> Wiedemann, 1830	Brasil e Argentina
<i>Toxomerus aeolus</i> (Hull, 1942)	Cuba e Costa Rica
<i>Toxomerus anthrax</i> (Schiner, 1868)	Colômbia, Guiana, Equador e Peru
<i>Toxomerus apeiensis</i> (Harbach, 1974)	Norte do Brasil
<i>Toxomerus aquilinus</i> Sack, 1941	México ao sul do Brasil
<i>Toxomerus arcifer</i> (Loew, 1866)	Flórida (EUA), ilhas do Caribe
<i>Toxomerus aurulentus</i> (Williston, 1887)	República Dominicana, Haiti e Porto Rico
<i>Toxomerus basalis</i> (Walker, 1837)	Brasil
<i>Toxomerus bistrigus</i> (Bigot, 1884)	México até Panamá
<i>Toxomerus boschii</i> Macquart, 1842	Maryland, Texas e Flórida (EUA)
<i>Toxomerus brevifacies</i> (Hull, 1943)	Equador e Colômbia
<i>Toxomerus calceolatus</i> (Macquart, 1842)	Argentina e Chile
<i>Toxomerus centaureus</i> (Hull, 1951)	Colômbia
<i>Toxomerus ciliatus</i> (Giglio-Tos, 1892)	México à Costa Rica, Peru
<i>Toxomerus costalis</i> (Wiedemann, 1830)	Suriname
<i>Toxomerus crockeri</i> (Curran, 1934)	Ilhas Galápagos
<i>Toxomerus croesus</i> (Hull, 1940)	Brasil
<i>Toxomerus difficilis</i> (Curran, 1930)	América Central ao sul do Brasil
<i>Toxomerus dispar</i> (Fabricius, 1794)	Texas e Flórida (EUA) ao sul da América do Sul

<i>Toxomerus duplicatus</i> (Wiedemann, 1830)	México ao sul da América do Sul
<i>Toxomerus elisa</i> (Hull, 1951)	Sudeste-sul do Brasil
<i>Toxomerus ferroxioides</i> (Hull, 1942)	Ilha de Guadalupe, ilha de São Vicente e Granadinas
<i>Toxomerus flaviplurus</i> (Hall, 1927)	América Central ao norte do Brasil
<i>Toxomerus floralis</i> (Fabricius, 1798)	Texas e Flórida (EUA) ao sul da América do Sul
<i>Toxomerus funestus</i> (Doesburg, 1966)	Suriname, norte do Brasil
<i>Toxomerus geminatus</i> (Say, 1823)	Minnesota e Quebec (Canadá) até Texas e Flórida (EUA)
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i> (Schiner, 1868)	Colômbia, Equador
<i>Toxomerus idalius</i> (Hull, 1951)	América do Sul tropical e sub-tropical
<i>Toxomerus incaicus</i> Sack, 1941	Peru e Bolívia
<i>Toxomerus insignis</i> (Schiner, 1868)	Colômbia, Equador, Venezuela e Bolívia
<i>Toxomerus intermedius</i> (Hull, 1949)	América do Sul tropical
<i>Toxomerus jussiaeae</i> Vige, 1939	Illinois, Tennessee, Missouri, Mississippi, Louisiana, Carolina do Norte (EUA)
<i>Toxomerus lacrymosus</i> (Bigot, 1884)	México ao sul do Brasil
<i>Toxomerus laenas</i> (Walker, 1852)	Sul do Brasil e Paraguai
<i>Toxomerus lunus</i> (Hull, 1943)	Porto Rico e Guatemala
<i>Toxomerus marginatus</i> (Say, 1823)	Canadá, EUA, Peru, Hawaii (introduzido)
<i>Toxomerus minutus</i> (Wiedemann, 1830)	América Central a América do sul
<i>Toxomerus mosaicus</i> Borges, 2009	Sudeste-sul do Brasil
<i>Toxomerus multipunctatus</i> (Wulp, 1883)	Dominica, ilha de Guadalupe, ilha de São Vicente e Granadinas
<i>Toxomerus musicus</i> (Fabricius, 1805)	México à América do Sul
<i>Toxomerus mutuus</i> (Say, 1829)	México e Guatemala
<i>Toxomerus nasutus</i> Sack, 1941	Equador, Peru, Bolívia
<i>Toxomerus norma</i> (Curran, 1930)	México ao sul da América do Sul
<i>Toxomerus occidentalis</i> Curran, 1922	British Columbia (Canadá), Califórnia, Utah, Colorado, Texas (EUA)
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i> (Hull, 1942)	Cuba e República Dominicana

<i>Toxomerus ovatus</i> (Hull, 1942)	Panamá
<i>Toxomerus papaveroi</i> Borges, 2009	Sudeste do Brasil, Argentina e Peru
<i>Toxomerus parvulus</i> (Loew, 1866)	Geórgia e Flórida (EUA)
<i>Toxomerus pichinchae</i> Gerdes, 1974	Equador
<i>Toxomerus pictus</i> (Macquart, 1842)	México ao sul da América do Sul
<i>Toxomerus politus</i> (Say, 1823)	Sul do Canadá à Argentina
<i>Toxomerus polygraphicus</i> (Hull, 1940)	Peru ao sul do Brasil
<i>Toxomerus porticola</i> (Thomson, 1869)	Peru e Equador
<i>Toxomerus procrastinatus</i> Metz, 2001	Brasil, Paraguai e Argentina
<i>Toxomerus productus</i> (Curran, 1930)	América do Sul
<i>Toxomerus pulchellus</i> (Macquart, 1846)	México ao sul da América do Sul
<i>Toxomerus purus</i> (Curran, 1930)	Panamá e sul do Brasil
<i>Toxomerus rohri</i> Thompson, 1981	Ilhas Virgem
<i>Toxomerus saphiridiceps</i> (Bigot, 1884)	México, Costa Rica, Colômbia, Venezuela, Equador, Peru, Bolívia
<i>Toxomerus schilingeri</i> Thompson & Thompson 2007	Chile
<i>Toxomerus steatogaster</i> (Hull, 1941)	Equador e Brasil
<i>Toxomerus sylvaticus</i> (Hull, 1943)	América do Sul tropical
<i>Toxomerus taenius</i> (Curran, 1930)	Panamá, Suriname, Argentina
<i>Toxomerus teliger</i> (Fluke, 1953)	Arizona (EUA) ao Brasil
<i>Toxomerus tibicen</i> (Wiedemann, 1830)	Brasil, Paraguai e Argentina
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i> (Enderlein, 1938)	Centro-sul do Brasil, Argentina e Paraguai
<i>Toxomerus uranius</i> (Hull, 1951)	Peru
<i>Toxomerus vertebratus</i> (Rondani, 1863)	Peru, Argentina e Chile
<i>Toxomerus verticalis</i> (Curran, 1927)	Flórida (EUA), ilhas do Caribe
<i>Toxomerus veve</i> (Hull, 1942)	República Dominicana e Haiti
<i>Toxomerus violaceus</i> (Curran, 1926)	Jamaica, Porto Rico, República Dominicana e Haiti

Toxomerus virgulatus (Macquart, 1850) México ao sul do Brasil

Toxomerus watsoni (Curran, 1930) México ao sul do Brasil

Fonte: Thompson (1981); Vockeroth (1992); Metz & Thompson (2001); Thompson & Thompson (2007); Borges & Couri (2009); *Systema Dipterorum/Nomenclator* (disponível em <http://www.diptera.org/NomenclatorSearch.php>, acessado em 04-09-2011).

estiveram disponíveis para cada espécie e para qual delas o material-tipo ou mesmo parátipos puderam ser observados.

Apenas um dos nomes terminais utilizados nesta análise não é atualmente considerado válido para o gênero. Recentemente Reemer (2010) sinonimizou *Toxomerus flaviphurus* (Hall, 1927) com *Toxomerus costalis* (Wiedemann, 1830). Nesse momento, *T. flaviphurus* já estava sendo utilizado no presente estudo a partir de parátipos, quando então se resolveu incluir representantes identificados por M. Reemer como *T. costalis*. O objetivo mais específico desta inclusão foi testar o comportamento destes dois táxons na filogenia, com a tentativa de corroborar ou não a sinonimização realizada. Exemplares de *T. costalis* não estavam disponíveis até este período, a exceção do holótipo, que não estava sendo utilizado por condições limitantes, impossibilitando a codificação de muitos dos caracteres. Esse exemplar proveniente do Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg (SMF), Frankfurt, Alemanha, encontra-se com o abdome de uma espécie de outro gênero, além de estar em condições precárias para o estudo.

A escolha do grupo-externo foi baseada na hipótese filogenética prévia existente para Syrphinae, assim como para os relacionamentos entre *Toxomerus* e *Ocyptamus* (Mengual *et al.* 2008; Mengual *et al.* 2011). Todas as espécies utilizadas correspondem a tribo Syrphini, a mais próxima morfologicamente de *Toxomerus* (Vockeroth 1969). Foram utilizadas três espécies do gênero *Ocyptamus*: *O. fuscipennis* (Say, 1823), *O. fascipennis* (Wiedemann, 1830) e *O. dimidiatus* (Fabricius, 1781). Duas espécies de *Salpingogaster*, uma correspondente a cada um de seus dois subgêneros (Thompson 1981): *Salpingogaster* (*Salpingogaster*) *nigra* Schiner, 1868 e *Salpingogaster* (*Eosalpingogaster*) *cochenillivora* (Guerin-Meneville, 1848). *Syphus phaeostigma* Wiedemann, 1830, espécie de um gênero mais distante filogeneticamente de *Toxomerus* segundo hipótese proposta por Mengual *et al.* (2008), foi usado para o enraizamento do cladograma. Essa escolha visou testar a monofília de *Toxomerus* em relação às espécies definidas *a priori* como grupo-externo. O enraizamento do cladograma obtido e conseqüente polarização dos caracteres seguiu, portanto, o método do grupo-externo (Nixon & Carpenter 1993).

TABELA III. Sexo (s) presente (s) nas análises para cada espécie terminal investigada e disponibilidade (x) de material-tipo. ‘-’ indica a ausência de material-tipo.

Táxon Terminal	Sexo	Holótipo / Parátipo
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	♀ ♂	-
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	♀ ♂	-
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	♀ ♂	-
<i>Salpingogaster (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	♀ ♂	-
<i>Salpingogaster nigra</i>	♀ ♂	-
<i>Syrphus phaeostigma</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus aeolus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus anthrax</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus apegiensis</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus aquilinus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus arcifer</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus aurulentus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus basalis</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus bistrigus</i>	♀	-
<i>Toxomerus boscai</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus brevifacies</i>	♀	-
<i>Toxomerus calceolatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus centaureus</i>	♂	x
<i>Toxomerus ciliatus</i>	♂	-
<i>Toxomerus costalis</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus crockeri</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus croesus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus difficilis</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus dispar</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus duplicatus</i>	♀ ♂	-

<i>Toxomerus elisa</i>	♂	-
<i>Toxomerus ferroxiidus</i>	♀	-
<i>Toxomerus flaviplurus</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus floralis</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus funestus</i>	♀	x
<i>Toxomerus geminatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus idalius</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus incaicus</i>	♂	-
<i>Toxomerus insignis</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus intermedius</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	♂	-
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus laenas</i>	♂	-
<i>Toxomerus lunus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus marginatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus minutus</i>	♀	x
<i>Toxomerus mosaicus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus musicus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus mutuus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus nasutus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus norma</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus occidentalis</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus ovatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus papaveroi</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus parvulus</i>	♀ ♂	-

<i>Toxomerus pichinchae</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus pictus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus politus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus porticola</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus productus</i>	♂	-
<i>Toxomerus pulchellus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus purus</i>	♂	x
<i>Toxomerus rohri</i>	♀ ♂	x
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus schilingeri</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus steatogaster</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus taenius</i>	♀	-
<i>Toxomerus teliger</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus tibicen</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus uranius</i>	♀	x
<i>Toxomerus vertebratus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus verticalis</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus veve</i>	♂	-
<i>Toxomerus violaceus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus virgulatus</i>	♀ ♂	-
<i>Toxomerus watsoni</i>	♀ ♂	-

CARACTERES

Os caracteres para análise foram levantados a partir da morfologia externa dos indivíduos adultos secos e alfinetados, e ainda da genitália masculina e feminina dissecada e conservada em glicerina. Adicionalmente caracteres previamente publicados em análises filogenéticas de outros grupos de Syrphidae e aplicáveis aos táxons investigados, foram adaptados e reanalisados (Ståhls *et al.* 2004; Hippa & Ståhls 2005; Vujic *et al.* 2008; Doczkal & Pape 2009; Morales & Marinoni 2009).

Os imaturos não foram utilizados no levantamento dos caracteres pela indisponibilidade de representantes neste estágio do ciclo de vida, além da escassez de dados na literatura. Essa última afirmação é válida também para o não uso de informações sobre hábitat larval das espécies investigadas, os quais já indicaram ser informativos filogeneticamente (Rotheray & Gilbert 1999). A observação dos caracteres foi feita com o auxílio de microscópio estereoscópico e para o levantamento de caracteres de genitália, foi também utilizado microscópio óptico.

Os caracteres levantados foram tratados como hipóteses individuais de agrupamento (homologia táxica, Patterson 1982). Essas hipóteses individuais de agrupamento foram definidas como homologias primárias por de Pinna (1991), como um primeiro passo no reconhecimento de homologias, sendo o segundo passo nesse processo, a definição ou não de homologias secundárias (também de Pinna 1991), após o teste de legitimação ou congruência. O estabelecimento das homologias primárias, por sua vez, seguiu o delineamento proposto por Brower & Schawaroch (1996), pelo qual primeiramente os caracteres são selecionados pelo estudo morfológico da variação existente, e posteriormente os estados atribuídos aos mesmos.

Para o levantamento e construção dos caracteres procurou-se considerar os critérios de correspondência topográfica, bem como independência e hierarquia dos caracteres e seus estados (Farris 1983; Hawkins *et al.* 1997). A construção contingente (ou redutiva de Wilkinson 1995) foi utilizada sempre que a presença de um caráter foi observada juntamente com alguma variação da característica que estava presente. Essa forma de construção de caracteres evita a mistura das formas variáveis do caráter com sua ausência, e conseqüente violação da hierarquia dos estados (ver Forey & Kitching 2000 para discussão; ver também Strong & Lipscomb 1999 e Sereno 2007). A construção multiestado (ou composicional de

Wilkinson 1995) foi também realizada sempre que houve a necessidade de se expressar a diversidade observada em mais de dois estados (construção binária).

Os caracteres foram construídos e apresentados segundo as indicações propostas por Sereno (2007), buscando-se com isso um padrão na sua composição.

Polimorfismos foram codificados em alguns casos, para algumas espécies, apenas quando a variação observada em um mesmo táxon estava documentada na literatura. Uma vez que não houve quantidade de exemplares disponíveis para todos os terminais, impedindo acesso aos polimorfismos de uma forma padrão, esse foi o procedimento adotado para codificação dos polimorfismos deste gênero.

Quando o estado de um caráter não foi observado tanto pela ausência de exemplares quanto pela deterioração ou recobrimento da estrutura em questão nos espécimes únicos, a codificação na matriz de dados foi realizada na forma de dados faltantes (?). Nesses casos foi buscada uma possível codificação a partir da literatura ou mesmo através de fotos disponíveis para alguns exemplares do gênero no 'LifeDesks' (LifeDesks - Dynamic Web Environments For Online Management and Sharing of Biodiversity Research, disponível em <http://www.lifedesks.org/>). Entretanto, em nenhum dos casos foi possível o reconhecimento do estado para espécie. Caracteres inaplicáveis, em referência as construções contingentes, foram codificados como (-).

A construção da matriz de dados foi feita no programa WINCLADA (Nixon 2002).

ANÁLISE CLADÍSTICA

Para a análise cladística foi utilizada a Parcimônia de Fitch (1971) como critério de otimização que não impõe restrições às transformações entre os estados de um caráter, sendo todos os caracteres considerados não ordenados (ou não-aditivos).

Foi realizada busca heurística pelo (s) cladograma (s) mais parcimonioso (s) através do programa TNT (Goloboff *et al.* 2008a), sugerida sempre que o número de terminais excede 20 (Ferrarezzi & Marques 1994). As análises de busca tradicional foram desenvolvidas envolvendo pesagem igual dos caracteres, além de pesagem implícita (Goloboff 1993) dos mesmos. A pesagem sucessiva dos caracteres não foi empregada (Farris 1969).

A lógica existente por trás do uso das pesagens de caracteres está na consideração de que caracteres mais homoplásticos são menos confiáveis, ou seja, geradores de conflito na busca pela resolução filogenética de um determinado agrupamento (Goloboff 1993; Goloboff

et al. 2008b). Farris (1969) já havia argumentado que caracteres homoplásticos devem ser pesados em benefício das homologias. Com isso, admite-se que nem todos os caracteres possuem a mesma força de evidência para reconstrução da história evolutiva, ao contrário do que está intrínseco à pesagem igual de caracteres, onde todas as informações recebem o mesmo peso durante a análise (Farris 1983; Goloboff 1995). Nesse sentido, a pesagem ocorre contra o nível de homoplasias dos dados, sendo defendida como um método desejável em análises de inferência filogenética, especialmente de dados morfológicos, por fornecer resultados mais estáveis e com maior suporte (alcançado pela melhora nos índices estatísticos produzidos pela árvore resultante), além de maior resolução na topologia obtida (Goloboff 1995; Goloboff *et al.* 2008b).

São dois os tipos principais de pesagens contra homoplasias propostas na literatura científica: pesagem sucessiva (Farris 1969) e pesagem implícita (Goloboff 1993). A pesagem sucessiva consiste na atribuição de pesos diferenciados aos caracteres em função de seu grau de homoplasia, inferidos a partir de uma análise inicial com pesos iguais. A partir desse primeiro passo, os pesos resultantes da árvore mais parcimoniosa, sob pesos iguais, são reutilizados em uma nova análise dos dados, sucessivamente até que os pesos implicados resultem na mesma topologia (ou seja, os resultados encontrados se estabilizem). Com isso o método proposto por Farris é tido como iterativo e, portanto, dependente da análise inicial com pesos iguais. Assim, a pesagem sucessiva tem sido marcadamente criticada, sendo essa dependência o principal questionamento envolvendo esse esquema de pesagem, uma vez que pesos iguais como um ponto de partida tendem a não solucionar os conflitos desejados com o uso da pesagem diferencial, por gerar topologias bastante semelhantes às topologias geradas com pesos iguais (Goloboff 1995; Nihei & Carvalho 2007). Nesse mesmo sentido a pesagem sucessiva é problemática por atribuir pesos diferenciais com base em um conjunto de cladogramas diversos que não o cladograma resultante da análise. Dessa forma o resultado final não garante o melhor ajuste dos caracteres na filogenia, dado que este é dependente da topologia usada para inferi-lo (Goloboff 1993, 1995). A partir disso optou-se por não utilizar essa pesagem no presente estudo. Desde que a pesagem implícita dos caracteres foi primeiramente proposta (Goloboff 1993), o uso da pesagem sucessiva em análises filogenéticas tem sido gradativamente substituída. Trabalhos publicados mais recentemente focam na atribuição de pesos implícitos aos caracteres (Bertelli & Porzecanski 2004; Paretas-Martínez *et al.* 2007; Bueno-Villegas *et al.* 2008; Silveira 2008; Ribeiro 2009; Prendini *et al.* 2010).

A pesagem implícita, por outro lado, atribui pesos aos caracteres durante a reconstrução da árvore resultante, sendo, portanto, um método não iterativo e conseqüentemente não dependente de uma hipótese inicial. Nesse método o peso dos caracteres se dá em função de seu ajuste (*fit*) na árvore resultante, ou seja, de acordo com seu grau de homoplasia em um determinado cladograma. A soma dos *fits* de cada caráter, por sua vez, corresponde ao ajuste (*fit*) total implicado pela árvore obtida. Nesse contexto, o peso de cada caráter depende da constante de concavidade *k* definida *a priori* na análise, onde quanto menor o valor de *k* (tendendo à 0), mais rigorosa a pesagem dos caracteres contra homoplasias, ao passo que quanto maior o valor de *k*, mais leve se torna a pesagem contra o surgimento múltiplo dos caracteres. Assim, maiores valores de *k* aproximam-se da pesagem igual, de modo que para *k* tendendo ao infinito (∞) espera-se que as topologias obtidas sejam idênticas à (s) obtida (s) por essa pesagem (Goloboff 1993, 1995). Dada a dependência do peso dos caracteres em relação a concavidade *k*, o *fit* de um caráter *i* calcula-se pela seguinte equação ' $fi = k/(k + es)$ ', em que *es* representa o número de passos extras que cada caráter apresenta (Goloboff 1995).

Quanto ao valor de *k* mais adequado para ser usado nas análises de pesagem implícita, Goloboff *et al.* (2008b) destacam não haver um valor exato a ser usado. Desde o início, Goloboff (1993) já havia chamado a atenção para este detalhe e embora Turner & Zandee (1995) e Goloboff (1995) tenham discutido o assunto com base inclusive em estudos experimentais, no caso do primeiro trabalho, nenhuma solução foi concluída. Nesse contexto, Goloboff *et al.* (2008b) tem sugerido o uso de um conjunto de valores de *k* ao invés de um único, procedimento adotado nas análises deste estudo. Assim sendo, os valores de concavidade entre 3 e 10 foram usados, objetivando um exame dos resultados obtidos sob uma “análise de sensibilidade” (*sensu* Wheeler 1995).

Essa forma de análise, proposta por Wheeler (1995), tem o objetivo de investigar a sensibilidade de um cladograma ao emprego de diferentes parâmetros utilizados na sua reconstrução. A idéia vem da concepção de que parâmetros diversos de uma análise possuem forte influência em seu resultado final, podendo alterar o relacionamento de determinadas espécies.

As análises realizadas no programa TNT com busca heurística tradicional, seguiram os seguintes comandos: espaço para 99000 árvores estocadas na memória; com 1000 replicações, permitindo que 99 árvores pudessem ser armazenadas a cada replicação. Foi utilizado o algoritmo “tree bisection reconnection” (TBR). Os nós não suportados (quando ramos internos

apresentaram comprimento igual a zero) foram colapsados, e o consenso estrito foi estabelecido, no caso de mais de uma árvore encontrada. As pesagens implícitas foram desenvolvidas sob os mesmos comandos.

O suporte dos ramos foi mensurado através de valores de suporte de Bremer absoluto (SB), no caso da análise com pesagem igual dos caracteres, e relativo (SBR) para a topologia apresentada sob pesagem implícita dos mesmos. O (SB) nada mais é que o número de passos extras necessários à árvore mais parcimoniosa para que um ramo suportando a monofilia de um clado seja colapsado (Bremer 1994). O (SBR), por sua vez, leva em consideração a quantidade relativa de evidência favorável e contraditória suportando um grupo (Goloboff & Farris 2001). Esse suporte varia de 0 a 1, onde quanto mais próximo de 1 o valor, maior a evidência suportando determinado clado, enquanto que valores mais próximos de 0 indicam que o clado não tem sustentação. Na pesagem dos caracteres, o suporte de Bremer absoluto não se faz uma medida aplicável, ao passo que um suporte relativo torna-se diretamente comparável e consequentemente mais apropriado (Goloboff & Farris 2001). O (SB) foi calculado utilizando o programa TNT, a partir de árvores subótimas com até 10 passos a mais. O suporte de Bremer relativo foi definido em três estágios sucessivos, visando evitar a superestimação dos valores de suporte. Foram eles: *Retain trees suboptimal by 1 step (s)* e *Max. trees = 1000*; *Retain trees suboptimal by 3 step (s)* e *Max. trees = 2000*; *Retain trees suboptimal by 5 step (s)* e *Max. trees = 4000*.

Otimização não-ambígua dos caracteres foi unicamente aplicada. O programa WINCLADA (Nixon 2002) foi a interface utilizada para otimizar de forma não-ambígua os caracteres no cladograma, assim como para a visualização e editoração dos cladogramas obtidos com o TNT.

TERMINOLOGIA

A terminologia usada neste estudo seguiu o trabalho de Thompson (1999) de uma forma geral. No caso de referências à estruturas não encontradas nesse trabalho, como os caracteres relativos ao pró-tórax, Speight (1987) foi adotado. Para caracteres envolvendo tricosidade ('vestitura' de Thompson 1999), Doczkal & Pape (2009) foi utilizado. Como esses autores discutem, a terminologia empregada para essas estruturas ao longo da literatura em Syrphidae é marcadamente inconsistente, fazendo-se necessário o uso de termos que evitem ambigüidade. A nomenclatura proposta nesse artigo foi então preferida visando clareza quanto a descrição desses caracteres.

Assim, o termo morfológico ‘cerda’ foi usado para qualquer tipo de macrotríquias, ou seja, extensões da cutícula, semelhantes à pêlos, ligadas à nervos e circundadas basalmente por alvéolos membranosos (Thompson 1999). Por outro lado, o termo microtríquia foi utilizado para qualquer tipo de micro extensão da cutícula sem alvéolo. Cada um desses termos foi especificado através de definições entre parênteses e / ou comentários abaixo dos caracteres ou ainda em sequência do termo, quando características específicas da estrutura em questão foram necessárias à sua descrição (Doczkal & Pape 2009).

DISSECÇÕES

A genitália masculina e feminina foi dissecada visando o exame mais detalhado dos caracteres correspondentes à essas estruturas. As terminálias femininas, primeiramente estudadas, foram clarificadas em hidróxido de potássio (KOH) 10% segundo protocolo modificado de Melo (1999). Após o clareamento da peça, o KOH foi neutralizado em solução de ácido acético para posterior acondicionamento em microtubo contendo glicerina. As genitálias masculinas, examinadas em um segundo momento, foram clarificadas em ácido láctico, segundo protocolo proposto por Cumming (1992). Da mesma forma que as estruturas das fêmeas, as peças dos machos após o clareamento foram acondicionadas em placas individualizadas contendo glicerina pura para que pudessem ser estudadas.

O único espécime disponível representando *Toxomerus funestus* não foi dissecado por tratar-se do holótipo e único indivíduo conhecido para a espécie. O exemplar fêmea de *T. rohri* (parátipo), exclusivo para análise, também não foi dissecado uma vez que o material é emprestado e não se teve permissão para dissecação.

ANÁLISE DOS ESCLERITOS PRÓ-TORÁICOS

A cabeça de alguns exemplares foi destacada e colada na posição lateral em uma etiqueta vinculada ao alfinete do exemplar, para que a visualização dos escleritos pró-torácicos fosse possível.

MICROSCOPIA ELETRÔNICA

Foi realizada microscopia eletrônica de varredura, no modo baixo vácuo, das cerdas do occipício dos táxons utilizados como grupo-externo e ainda de algumas espécies do grupo interno. Essa técnica empregada não implica em metalização do material e conseqüente destruição do mesmo. Dado que o caráter investigado aplica-se ao nível genérico (Hippa &

Ståhls 2005), o estado observado nas espécies de *Toxomerus* usadas foi assumido para todas as espécies. A observação através da lupa permite reconhecer um mesmo estado para espécies do mesmo gênero, apesar de o formato exato ser apenas identificado através de microscopia.

RESULTADOS

LISTA DE CARACTERES

Foram levantados 96 caracteres, dos quais 87 foram utilizados, sendo importantes para definição dos relacionamentos apresentados. Os mesmos encontram-se listados abaixo juntamente com seus respectivos estados e eventuais comentários e / ou discussões sobre delimitações e aplicações. Os caracteres foram numerados em função de sua posição no corpo do inseto, em ordem crescente desde a porção anterior para posterior, começando pela cabeça e finalizando na genitália masculina. Uma divisão entre regiões do corpo foi adotada como uma forma de distinção entre as diferentes partes do inseto. Assim, para cabeça foram levantados 16 caracteres, para o tórax 26, oito caracteres de pernas, 14 de asa, nove de abdome, quatro referentes à genitália feminina e 10 caracteres da genitália masculina. Sempre que o caráter era dimórfico sexualmente foi aplicado à um dos sexos. Não houve caracteres aplicados à ambos os sexos distintamente, uma vez que não foi observada variação suficiente para o estabelecimento de um mesmo caráter em sexos diferentes. Aqueles somente aplicáveis aos machos ou fêmeas tiveram os sexos indicados em seu enunciado. Foram contingentes os seguintes caracteres: 11 e 12, 15 e 16, 24 e 25, 27 e 28, 30 e 31, 33 e 34, 56 e 57, 76 e 77, 78 e 79, 80 e 81. A matriz de táxons x caracteres foi ilustrada na Tabela IV. Para posterior apresentação e discussão dos resultados, os caracteres e seus respectivos estados foram descritos da seguinte forma: [nº do caráter (nº do estado)].

Cabeça

1. Face, posição:

- (0) projetada anteriormente (Figs 6, 7, 8, 9, 10, 13);
- (1) não projetada anteriormente (Figs 5, 11).

Este caráter tem importância na classificação de Syrphidae ao nível genérico (Thompson 1999).

2. Tubérculo, comprimento em relação à largura do olho:

(0) $1/3$ (Figs 5, 7, 10, 11, 12, 13);

(1) $1/2$ (Figs 6, 9);

(2) $2/3$ (Fig. 8).

A face anteromedialmente projetada e dilatada em Syrphidae é freqüentemente denominada tubérculo. Thompson (1999) chama a atenção para o fato de que a forma dessa estrutura tem importância taxonômica ao nível específico, observado em *Toxomerus* como uma função de seus diferentes tamanhos, dado que todas as espécies desse gênero possuem a face tuberculada. A evolução do tubérculo foi discutida por Hull (1949a), sendo a forma da face comumente usada em estudos filogenéticos de Syrphidae (Ståhls *et al.* 2004; Morales & Marinoni 2009; Vujic *et al.* 2008).

3. Tubérculo (fêmea), marca mediana de coloração:

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 19).

Em algumas espécies essa marca de coloração representou uma víta, em outras apenas uma mácula.

Em *T. floralis*, foram observados exemplares com a face completamente amarela, mas também com a face escurecida medialmente. Dado que esse polimorfismo encontra-se documentado em Thompson & Thompson (2006), o mesmo foi considerado na construção da matriz.

4. Fronte (fêmea), área anterior, projeção:

(0) não projetada (Fig. 9);

(1) levemente projetada (Figs 7, 10);

(2) fortemente projetada (Fig. 11).

Os exemplares de *T. croesus* não puderam ser codificados para esse caráter, uma vez que os exemplares eram provenientes de captura em armadilha malaise e foram secos e alfinetados após armazenamento em álcool. Dessa forma, a cabeça desses exemplares apresentaram formato consideravelmente alterado, impossibilitando a identificação do correto estado para a espécie. O único exemplar fêmea disponível para codificação de caracteres em *T. insignis* encontrava-se sem cabeça, de forma que

não foi possível codificar os caracteres dessa estrutura aplicados às fêmeas nessa espécie.

5. Fronte (fêmea), área anterior, forma:

- (0) não dilatada (Figs 9, 10);
- (1) levemente dilatada (Fig. 7);
- (2) fortemente dilatada (Fig. 11).

A mesma observação realizada no caráter anterior para a espécie *T. croesus* é válida para esse caráter.

6. Fronte (fêmea), vita mediana, extensão:

- (0) desde a região anterior do triângulo ocelar ao nível da lúnula (Fig. 9);
- (1) desde a região anterior do triângulo ocelar à margem ventral da inserção das antenas (Figs 7, 10, 11).

7. Triângulo frontal (macho), cor:

- (0) amarelo;
- (1) marrom a preto.

Em geral, quando o triângulo frontal foi codificado como sendo marrom a preto, ele era amarelo basalmente e / ou lateralmente.

8. Triângulo vertical (macho), área entre ocelos posteriores e a margem posterior dos olhos, distribuição de microtríquias:

- (0) completamente microtrícioso (Fig. 16);
- (1) sem microtríquias na metade anterior (Fig. 14);
- (2) completamente sem microtríquias (Fig. 15).

9. Triângulo vertical (macho), área entre o triângulo ocelar e a margem posterior dos olhos, comprimento relativo ao tamanho do triângulo ocelar:

- (0) tão longo quanto ou menor (Fig. 16);
- (1) maior (Figs 14, 15).

10. Olhos (macho), contiguidade:

(0) holóptico (Figs 14, 15);

(1) dicóptico ou estreitamente dicóptico (Figs 16, 17, 18).

Toda vez que a separação entre os olhos correspondeu a pelo menos a largura aproximada do omatídio, a espécie foi considerada como estreitamente dicóptica. Apenas duas espécies analisadas são de fato dicópticas, *T. jussiaeae* e *T. schlingeri*.

11. Olhos, margem latero-posterior, emarginação triangular:

(0) ausente (Fig. 13);

(1) presente (Figs 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12).

12. Olhos, margem latero-posterior, emarginação triangular, profundidade:

(0) superficial, sendo quase indistinta (Figs 5, 11, 12);

(1) claramente distinta (Figs 6, 7, 8, 9, 10).

13. Occipício (macho), região dorsal, largura:

(0) estreita (Fig. 15);

(1) ampla (Figs 14, 16).

Salpingogaster (Eosalpingogaster) cochenillivora possui essa estrutura um pouco mais alargada que os demais grupo-externos, mas ainda assim bem menos alargada que a observada em *Toxomerus*.

14. Occipício, região dorsal, fileira de cerdas, número:

(0) uma (Fig 15);

(1) mais que uma (Figs 14, 16).

15. Occipício, cerdas modificadas:

(0) ausentes.

(1) presentes.

16. Occipício, cerdas modificadas, tipo (Microscopia eletrônica):

(0) ramificado (Figs 20, 21);

(1) em forma de folha (Figs 22, 23).

Tórax

17. Basisterno, posição:

(0) dorsal (Fig. 25);

(1) ventral (Fig. 24);

Em quatro das espécies investigadas, *T. rohri*, *T. centaureus*, *T. funestus* e *T. uranius*, não foi possível observar o esclerito em questão. O pro-tórax dessas espécies, representadas por exemplares únicos, esteve encoberto pela cabeça da mosca que não foi destacada do corpo por se tratarem de parátipos e holótipo das espécies em questão. Assim como para este caráter, os estados para os demais caracteres do pró-tórax nessas espécies não puderam ser codificados.

18. Basisterno, projeção lateroventral, margem ventral, forma:

(0) arredondada (Fig. 27);

(1) angulada (Fig. 28).

19. Basisterno, projeção lateroventral, extensão:

(0) até a margem ventral do furcasterno ou antes (Fig. 28);

(1) até depois da margem ventral do furcasterno (Fig. 27).

20. Basisterno, margem lateral, forma:

(0) curvada (Fig. 28);

(1) reta (Fig. 27).

21. Anteprepronoto, distância entre a margem anterodorsal e escuto (vista dorsal):

(0) tão longa quanto ou menor que a dobra da margem anterodorsal (Fig. 29);

(1) mais longa que a dobra da margem anterodorsal (Fig. 30).

22. Proepisterno ventral, cerdas:

(0) ausentes;

(1) presentes.

23. Proepímero, mácula supracoxal:

- (0) ausente;
- (1) presente.

24. Escuto, vita lateral amarela:

- (0) ausente;
- (1) presente.

25. Escuto, vita lateral amarela, extensão:

- (0) incompleta (Fig. 31);
- (1) completa (Fig. 32).

O estado 1 foi representado pelas espécies com essa vita estendendo-se desde o pós-pronoto até o escutelo, ao passo que o estado 0 foi correspondente às espécies com essa vita interrompida entre o pós-pronoto e a sutura transversa.

Em *T. basalis* foram observados exemplares com vita lateral amarela no escuto completa e incompleta. Esse polimorfismo pode ser confirmado a partir da chave de identificação disponível para as espécies de *Toxomerus* com distribuição no Brasil, de Borges & Couri (2009).

26. Escuto, “colar” anterior de cerdas distintas (Fig. 26):

- (0) ausente;
- (1) presente.

O chamado “colar” de cerdas distintas caracteriza-se por situar-se na margem anterior da porção trícica do mesonoto, sendo composto por uma fileira (s) de pilosidade conspicuamente mais longa e ereta que as demais pilosidades do mesonoto. Essa denominação tem sido a tradicional para essa estrutura, desde Hull (1949d).

27. Escutelo, margem formada por coloração:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Thompson (1999) destaca que a coloração do escutelo assim como a sua tricosidade constituem valiosos caracteres para taxonomia ao nível específico em *Syrphidae*.

A margem em questão, geralmente era de coloração amarela, em alguns casos, contudo, margem formada por coloração amarronzada ou mesmo acinzentada foi observada.

Salpingogaster (Eosalpingogaster) cochenillivora possui escutelo amarelo e preto basalmente, não caracterizando uma margem formada por coloração como observado em *Toxomerus*. O estado 0 foi assumido para a espécie.

As espécies *T. flaviplurus*, *T. difficilis*, *T. elisa*, *T. dispar* e *T. idalius* foram polimórficas para esse caráter segundo Borges & Couri (2009) e portanto assumidas desta forma na matriz. O mesmo assumiu-se para *T. politus*, dado que o polimorfismo observado foi suportado pelos trabalhos de Borges & Couri (2009) e Metz & Thompson (2001). A variação de estados observada em *T. marginatus* foi corroborada em Vockeroth (1992).

28. Escutelo, margem formada por coloração, desenvolvimento:

- (0) bem desenvolvida (Fig. 34);
- (1) pouco desenvolvida (Fig. 33).

A margem formada por coloração foi considerada bem desenvolvida quando espessa e cobrindo toda ou quase toda a borda posterior do escutelo. A mesma foi considerada pouco desenvolvida quando apresentava espessura reduzida e evidentemente não cobria a borda posterior completamente.

29. Escutelo, cerdas da superfície central, comprimento:

- (0) curta (Fig. 34, 35);
- (1) longa (Fig. 36);
- (2) curtas e longas.

30. Anepisterno anterior (macho), cerdas:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

Em *Toxomerus*, a presença e / ou ausência de cerdas na estrutura em questão é um caráter dimórfico sexualmente, onde os machos em geral apresentam cerdas no esclerito, ao passo que as fêmeas demonstraram ser mais variáveis quanto aos estados deste caráter. Vockeroth (1969) já havia chamado atenção para a presença de cerdas

no anepisterno anterior de algumas espécies de Toxomerini, em contraposição à ausência em outras. Entretanto, o caráter levantado para as fêmeas mostrou-se pouco informativo filogeneticamente.

A chave contida em Thompson (1999) para os gêneros de Syrphidae da região Neotropical possui um passo que remete ao estado 0 desse caráter para *Salpingogaster* e *S. (Eosalpingogaster)*. Os exemplares analisados entretanto demonstram o estado 1 desse caráter.

A espécie *T. pictus* consta como tendo anepisterno anterior nú no trabalho de Borges & Couri (2009). A presença de cerdas no esclerito em questão foi, entretanto, observada para a espécie.

31. Anepisterno anterior (macho), cerdas, densidade:

- (0) esparsamente tricoso;
- (1) densamente tricoso.

Ocyptamus fascipennis possui tricosidade bastante longa nesse esclerito contudo, não densamente localizada. *O. dimidiatus* também apresentou tricosidade longa no esclerito, os quais estavam dispostos em uma única fileira diagonal, assim como observado em *O. fuscipennis*.

32. Anepisterno posterior, padrão de cor:

- (0) amarelo na ½ posterior ou mais (Fig. 37);
- (1) amarelo no 1/3 posterior (Fig. 38);
- (2) completamente marrom ou preto.

33. Anepisterno posterior, 1/3 anterior, cerdas:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

Na redescrição de *T. sylvaticus* contida em Borges & Couri (2009), consta que o 1/3 anterior do anepisterno posterior é nu, o que não foi observado nos exemplares analisados da espécie. *T. pulchellus*, por sua vez, consta como nu na metade anterior (Borges & Couri 2009), o que também não foi observado nos espécimens estudados. O mesmo ocorreu para *T. polygraphicus*, *T. lacrymosus* e *T. musicus*.

34. Anepisterno posterior, 1/3 anterior, cerdas, distribuição:

- (0) apenas no ápice dorsal (Fig. 37);
- (1) em uma extensão maior (Figs 38, 39).

35. Catepisterno, mácula dorsal (Fig. 40):

- (0) ausente ou marcadamente reduzida;
- (1) presente.

A variação contida no estado 0, ocorre intraespecificamente e por isso foi considerada como sendo um mesmo estado.

36. Anepímero anterior, cor:

- (0) laranja a amarelo (Fig. 41);
- (1) marrom a preto (Fig. 42).

37. Anepímero dorsomedial, cor:

- (0) laranja a amarelo (Fig. 41);
- (1) marrom a preto (Fig. 42).

38. Plúmula, extensão:

- (0) curta, não excedendo a margem posterior do anepímero (Fig. 41);
- (1) longa, excedendo a margem posterior do anepímero (Fig. 42).

A plúmula é uma característica única de sirfídeos, embora ausente em algumas espécies (Hippa & Ståhl 2005). Foi observada variação em seu comprimento entre as diferentes espécies analisadas e embora um limite bem definido entre os estados estabelecidos seja difícil, um parâmetro de comparação foi estabelecido em relação à margem posterior do anepímero.

39. Pleura metatorácica (macho), metaespisterno, cor:

- (0) amarelo;
- (1) marrom a preto.

Foram observados espécimes de *T. musicus* com ambos estados, porém, foi assumido o estado 1 para a espécie de acordo com sua recente redescritção em Borges

& Couri (2009), onde este polimorfismo não esteve documentado. Esse procedimento seguiu o método de codificação de variação intra-específica adotado.

40. Metasterno (macho), coloração:

(0) laranja a amarelo;

(1) marrom a preto.

41. Ponte pós-metacoxal, extensão:

(0) completa (Fig. 43);

(1) incompleta (Fig. 44).

A natureza exata desta estrutura não é conhecida, segundo afirma Thompson (1999). McAlpine *et al.* (1981) discute essa estrutura dentro da seção metatórax, assim como Speight (1987).

42. Antetergito (Fig. 45), coloração:

(0) amarelo;

(1) marrom a preto.

O antetergito refere-se ao esclerito localizado medialmente na concavidade marginal anterior ao tergito 1. Sua natureza é incerta, podendo fazer parte do metanoto, segundo Speight (1987) o tratou.

A codificação do estado não observado ‘?’ nas espécies *Syrphus phaeostigma* e *T. veve* deu-se pela não visualização do esclerito em questão, em função do posicionamento extremamente próximo do abdome em relação ao tórax.

Pernas

43. Mesobasotarsômero, cerdas ventrais, fileiras de cerdas em formato espinhoso, cor:

(0) completamente amarelas;

(1) completamente marrom ou pretas;

(2) mistura de cerdas pretas e amarelas.

44. Mesobasotarsômero (fêmea), fileiras ventrais de cerdas em formato espinhoso, disposição:

- (0) estritamente central (Fig. 53);
- (1) não central (Fig. 54).

45. Metafemur (macho), forma:

- (0) fortemente arqueado (Figs 46, 50);
- (1) não arqueado ou apenas ligeiramente desta forma (Figs 47, 48, 49, 55, 56).

O macho da espécie *T. verticalis*, disponível para análise, encontrava-se sem as pernas posteriores, não podendo portanto ser codificado para os caracteres de perna aplicados unicamente aos machos. Com isso os caracteres 45, 47, 48 e 49 foram representados por ‘?’ na matriz de dados, para essa espécie.

46. Metafemur, coloração:

- (0) completamente amarelo (Fig. 47);
- (1) amarelo, marcado com preto (Figs 48, 49);
- (2) completamente ou quase marrom ou preto (Figs 46, 50, 55, 56).

O polimorfismo observado em *T. dispar* foi confirmado através de Borges & Couri (2009) e portando assumido e codificado para espécie.

47. Metafemur (macho), extensão do exoesqueleto que surge a partir do processo ventral sub-basal (Fig. 50):

- (0) ausente;
- (1) presente.

48. Metafemur (macho), superfície ventromedial, cerdas:

- (0) ausentes (Fig. 50);
- (1) presentes (Fig. 55).

49. Metafemur (macho), cerdas ventrais, comprimento aproximado relativo ao das cerdas dorsais:

- (0) tão longo quanto ou menor (Fig. 46, 47, 49);
- (1) maior (Figs 48, 56).

O estado 1 foi codificado para cerdas mais longas que as da superfície dorsal, presentes, não significando necessariamente que todas as cerdas dessa superfície eram mais longas que as da superfície dorsal.

50. Metatibia, coloração:

- (0) amarela (Fig. 47);
- (1) amarela, marcada com marrom ou preto (Figs 46, 48, 50, 51);
- (2) completamente ou quase marrom ou preta (Figs 49, 52);
- (3) marrom ou preta, marcada com amarelo (Fig. 55).

A diferença existente entre os estados 1 e 3 desse caráter, estava na amplitude da região ocupada por cada cor. Assim, quando a metatibia apresentou o estado 1, por exemplo, a estrutura era majoritariamente amarela, com algum detalhe em marrom a preto.

A inclusão de mais de um estado em *T. idalius*, *T. dispar*, *T. watsoni* e *T. croesus* foi suportado pelos resultados de Borges & Couri (2009) para essas espécies.

Asa

51. Manchas escuras (Figs 57, 58):

- (0) ausente;
- (1) presente.

52. Veia C (macho), primeira seção (basal), cerdas, comprimento em relação à espessura da veia Costa:

- (0) tão longas quanto ou menor (Figs 62, 68);
- (1) mais longas (Figs 63, 69).

A veia Costa subdivide-se em seções de acordo com as veias que nela terminam (Thompson 1999). Assim, a primeira seção define-se entre a base da Costa e a veia transversal h (humeral).

53. Veia R₄₊₅, forma:

- (0) levemente sinuosa (Fig. 59);
- (1) não sinuosa (Fig. 57);

(2) fortemente sinuosa (Fig. 58).

54. Veia espúria, comprimento:

(0) terminando no ponto mais distal da veia transversal dm-cu ou antes (Fig. 57);

(1) terminando além do ponto mais distal da veia transversal dm-cu (Figs 58, 59).

55. Veia r-m, posição relativa à célula discal:

(0) basal (Fig. 59);

(1) medial (Figs 57, 58).

56. Célula costal, microtricosidade:

(0) totalmente ausente ou quase;

(1) presente.

57. Célula costal, microtricosidade, âmbito de distribuição:

(0) metade apical ou menos (Fig. 65);

(1) em toda ou quase toda superfície (Figs 62, 63, 64).

Algumas espécies apresentaram microtríquias apicalmente, porém em uma área menor que a metade apical. Esses casos, como de *O. fascipennis* por exemplo, foram assumidos com o estado 0.

58. Célula *cup*, largura relativa à da célula *bm*:

(0) tão larga quanto ou mais estreita (Figs 62, 63);

(1) mais larga (Figs 57, 58, 59, 61).

59. Célula *cup*, microtríquia, distribuição:

(0) metade apical (Fig. 60);

(1) no ápice da célula (Fig. 61);

(2) em toda ou quase toda célula (Figs 62, 63).

Em algumas espécies codificadas com o estado 0, as microtríquias estenderam – se um pouco mais que a metade apical. Como a base da célula era extensivamente nua, estas espécies foram codificadas arbitrariamente com o estado 0. *Ocyptamus fascipennis* e *Toxomerus basalis* são exemplos.

As espécies codificadas com o estado 1 em geral apresentaram microtríquias em uma região que extendia-se um pouco mais que apenas o ápice. A título de distinção entre os estados 0 e 1, o mesmo foi descrito unicamente como distribuição no ápice da célula.

60. Álula, microtricosidade:

- (0) ausente;
- (1) presente.

A tricosidade da álula, assim como a sua largura (vide caráter seguinte) foram variáveis entre as espécies analisadas. Thompson (1981) discute o tamanho dessa estrutura, além da presença de microtríquias, como bons caracteres de importância interespecífica em *Ocyptamus*. Os mesmos não seriam correlacionados entre si. Situação semelhante pode ser observada envolvendo as espécies de *Toxomerus*.

61. Álula, largura relativa à da célula bm basalmente:

- (0) menos larga (Figs 62,63);
- (1) tão larga quanto (Fig. 66);
- (2) mais larga (Figs 57, 58, 59, 60, 67).

O polimorfismo codificado para *T. duplicatus* foi suportado pela redescrição da espécie no recente estudo de revisão dos táxons de *Toxomerus* brasileiros (Borges & Couri 2009). O mesmo ocorreu com *T. flaviphurus*.

62. Lobo anal, metade basal, largura relativa a da metade apical:

- (0) mais estreita (Fig. 62);
- (1) tão larga quanto ou mais (Figs 57, 58, 59, 61, 63).

63. Tégula, coloração:

- (0) amarela;
- (1) marrom.

64. Tégula (macho), cerdas, comprimento:

- (0) curtas (Fig. 70);
- (1) longas (Fig. 71).

Foi codificado o estado dominante no esclerito de cada espécie. Em algumas observou-se a presença tanto de cerdas longas quanto curtas, sendo assumido o estado predominante no esclerito. *T. centaureus*, *T. watsoni* e *O. fascipennis* constituem exemplos dessa restrição no caráter.

Abdome

65. Forma (macho):

- (0) oval (Fig. 72);
- (1) lados paralelos (Fig. 74);
- (2) peciolado (Fig. 75);
- (3) estreitamente peciolado (Fig. 73).

O estado ‘3’ representa o observado em algumas espécies de *Toxomerus* onde o segundo tergo abdominal apresentou uma leve constrição medial caracterizando um indício de peciolamento, mas não de forma tão distinta como observado em *Salpingogaster* por exemplo. Quando se trata da forma geral do abdome não há como olhar unicamente para o segundo tergo. É preciso considerá-lo principalmente, mas em termos comparativos.

66. Sulco premarginal:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Este caráter trata da margem abdominal, tendo sido bem discutido para gêneros da tribo Syrphini em Vockeroth (1969). Embora segundo este autor, esse caráter possivelmente não seja informativo filogeneticamente, um estudo cladístico não publicado com morfologia de gêneros pertencentes à Syrphini, indicou a sua importância na formação de grupos naturais (Luciane Marinoni, comunicação pessoal).

Vockeroth (1969) chama a atenção ainda para uma correlação entre a extensão e distinção dessa margem e a forma do abdome, a qual existiria, apesar de não ser completa. Nesse caso abdomes ovais tenderiam a tê-la de forma mais evidente. Em *Toxomerus*, todas as espécies apresentaram sulco abdominal premarginal, pelo menos sutilmente, como no caso das espécies com abdome não oval (Thompson 1999).

67. Tergo I, porção lateral, coloração:

- (0) completamente marrom ou preto (Figs 75, 77);
- (1) marrom ou preto, com a base amarela (Fig. 78);
- (2) amarelo, com a borda posterior marrom ou preta (Figs 72, 73, 74, 79).

Toxomerus jussiaeae possui esse tergo quase completamente preto com as laterais amarelas, além de uma pequena área da base também amarela. Foi assumido o estado 1 para a espécie.

68. Tergo II (macho), largura da margem posterior em relação ao seu comprimento:

- (0) aproximadamente o comprimento (Fig. 73, 74);
- (1) duas vezes o comprimento ou mais (Fig. 72);
- (2) menor que o comprimento (Fig. 75).

69. Tergo II (macho), arranjo de cerdas:

- (0) curtas posteriormente e centralmente, e longas latero-anteriormente (Figs 72, 74, 85);
- (1) longas predominantemente (geralmente amarelas);
- (2) curtas predominantemente (geralmente pretas);
- (3) curtas dorsalmente e longas lateralmente (Fig. 75).

Nas espécies com estado 0 e 2 o mesmo padrão era observado tanto nas fêmeas quanto nos machos. Nas espécies onde o estado 1 foi observado, este era mais evidente nos machos, sendo que as fêmeas apresentavam em geral redução nas cerdas.

O macho analisado da espécie *T. apugiensis* apresentou as cerdas do tergo danificadas, impossibilitando a codificação do estado real para essa espécie.

70. Tergo II (macho), padrão de coloração:

- (0) totalmente marrom ou preto;
- (1) ornamentado;
- (2) totalmente amarelo.

O estado 1 referiu-se à qualquer padrão de mácula observado no tergo em questão.

71. Tergo V (fêmea), margem lateral, forma:

- (0) reta (Fig. 82);

- (1) levemente convexa (Fig. 80);
- (2) levemente côncava posteriormente (Fig. 81).

Vockeroth (1992) refere-se ao abdome das fêmeas de *T. geminatus* e *T. occidentalis* como fortemente estreitado apicalmente, descrevendo de forma subjetiva o que nesse caráter foi expressado como o estado (2).

72. Esterno V (macho), posição:

- (0) pré-abdominal;
- (1) pós-abdominal (Fig. 76).

73. Tergo VIII (macho), ápice posterior, forma em vista dorsal:

- (0) arredondado (Figs 72, 73, 74, 75, 83);
- (1) angulado (Fig. 84).

O único exemplar macho disponível para o levantamento dos caracteres em *T. parvulus* foi recebido por empréstimo com a genitália já dissecada, inviabilizando a observação do tergo VIII nessa espécie.

Genitália feminina

74. Tergo VII, região anteromedial, esclerotização:

- (0) completa (Fig. 87);
- (1) pouco aparente (submenbranoso) (Figs 86, 88).

75. Esterno VIII, margem posterior, forma:

- (0) plana;
- (1) côncava centralmente;
- (2) formando uma concavidade em toda ou quase toda sua extensão.

O espécimen de *T. funestus* por ser holótipo e único exemplar disponível para a codificação, não foi dissecado. *T. parvulus* apresentou a região da genitália, do único exemplar fêmea da análise, comprometida de forma que a codificação dos estados desses caracteres para espécie foi impossibilitada. O exemplar fêmea de *T. rohri* não foi dissecado, por ser parátipo da espécie, para o qual não se obteve permissão para dissecção.

76. Tergo VIII, mácula escura distinta (Figs 86, 88):

- (0) ausente;
- (1) presente.

77. Tergo VIII, mácula escura distinta, número:

- (0) uma;
- (1) duas.

Genitália masculina

78. Surstilo, apódema surstilar, processo triangular esclerotizado:

- (0) ausente (Fig. 90).
- (1) presente (Figs 89, 91, 92);

Vockeroth (1969) indicou a presença do processo triangular esclerotizado, entre os surstilos, surgindo a partir do apódema surstilar, como um caráter distintivo definindo a tribo Toxomerini. Segundo esse autor, a ausência do mesmo nos gêneros estudados, pertencentes às demais tribos de Syrphinae, seria um indicativo para ancestralidade comum das espécies de *Toxomerus*, embora não testada naquele momento.

79. Surstilo, apódema surstilar, processo triangular esclerotizado, tamanho relativo ao do surstilo:

- (0) menor que a metade do tamanho (Fig. 89);
- (1) metade do tamanho (Fig. 92);
- (2) mais que a metade do tamanho (Fig. 91).

80. Surstilo, cerdas longas (Fig. 93):

- (0) ausente;
- (1) presente.

Apenas as espécies com pilosidade extremamente longa foram codificadas com o estado 1.

81. Surstilo, cerdas longas, disposição:

- (0) recobrimdo toda ou quase toda a superfície do esclerito;
- (1) em tufo.

82. Edeago, projeção dorsal delgada (Fig. 95):

- (0) ausente;
- (1) presente.

83. Edeago, apódema do edeago, ápice posterior, forma:

- (0) dilatado (Fig. 94);
- (1) estreito (Fig. 95).

A terminália masculina de *T. centaureus* dissecada, não permitiu a codificação deste caráter para espécie.

84. Lobo superior, pequeno lobo surgindo da superfície interna (Fig. 97):

- (0) ausente.
- (1) presente.

85. Lobo superior, processo dorsal conspícuo (Fig. 96):

- (0) ausente;
- (1) presente.

Em algumas espécies, pequenas extensões dorsais, pouco distintas, foram observadas. Essas espécies foram assumidas com o estado 0 desse caráter.

86. Hipândrio, tamanho em relação ao do epândrio:

- (0) proporcionalmente menor;
- (1) na mesma proporção ou maior.

87. Cercos, tamanho em relação ao epândrio:

- (0) menor (Figs. 89, 90, 91, 93, 94, 95);
- (1) maior (ver Figs. 31-36 em Mengual & Thompson 2011).

TABELA IV. Matriz dos estados dos caracteres. (-) estado inaplicável; (?) caráter não observado; (*) estados 0 e 1; (\$) estados 1 e 2; (!) estados 2 e 3.

	0 1	0 2	0 3	0 4	0 5	0 6	0 7	0 8	0 9	1 0	1 1	1 2	1 3	1 4	1 5	1 6	1 7	1 8	1 9
<i>Syrphus phaeostigma</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	1
<i>S. (Salpingogaster) nigra</i>	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Toxomerus ciliatus</i>	0	1	?	?	?	?	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus aquilinus</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus geminatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus flaviplurus</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus verticalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus aeolus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus apegiensis</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus politus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus boscai</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus porticola</i>	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus veve</i>	0	1	?	?	?	?	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus pulchellus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus teliger</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus bistrigus</i>	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus tibicen</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus rohri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?
<i>Toxomerus violaceus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus croesus</i>	0	0	0	?	?	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus difficilis</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus papaveroi</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus brevifacies</i>	0	2	0	0	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus watsoni</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus productus</i>	0	1	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus taenius</i>	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus centaureus</i>	0	2	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?
<i>Toxomerus floralis</i>	0	0	*	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus basalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus insignis</i>	0	0	?	?	?	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus Elisa</i>	0	1	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus funestus</i>	0	1	1	0	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?
<i>Toxomerus anthrax</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus aurulentus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0

	0 1	0 2	0 3	0 4	0 5	0 6	0 7	0 8	0 9	1 0	1 1	1 2	1 3	1 4	1 5	1 6	1 7	1 8	1 9
<i>Toxomerus arcifer</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus schlingeri</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus crockeri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus mutuus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus ovatus</i>	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus lunus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus minutus</i>	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus incaicus</i>	0	1	?	?	?	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus pichincae</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus occidentalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus intermedius</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus steatogaster</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus dispar</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus mosaicus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus duplicatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus marginatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus norma</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus pictus</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus musicus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus idalius</i>	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus vertebratus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus laenas</i>	0	0	?	?	?	?	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus nasutus</i>	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Toxomerus virgulatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus calceolatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus costalis</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus ferroxidus</i>	0	1	1	0	0	0	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	0	1	?	?	?	?	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus parvulus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Toxomerus uranius</i>	0	1	1	1	0	1	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?
<i>S. (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Toxomerus purus</i>	0	0	?	?	?	?	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0

	2 0	2 1	2 2	2 3	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8
<i>Syrphus phaeostigma</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	-	2	1	0	1	1	0	1
<i>S. (Salpingogaster) nigra</i>	1	0	1	0	0	-	0	1	1	0	1	0	0	0	-	1	1	1	0
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	1	1	0	0	0	-	1	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus ciliatus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus aquilinus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus geminatus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus flaviplurus</i>	0	1	1	0	1	0	0	*	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Toxomerus verticalis</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus aeolus</i>	0	1	1	1	1	1	0	*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Toxomerus apugiensis</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus politus</i>	1	1	1	1	1	1	0	*	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus boscii</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus porticola</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Toxomerus veve</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Toxomerus pulchellus</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus teliger</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus bistrigus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	?	?	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus tibicen</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus rohri</i>	?	?	?	0	1	0	0	0	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus violaceus</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus croesus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus difficilis</i>	1	1	0	1	1	1	0	*	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus papaveroi</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus brevifacies</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	?	?	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus watsoni</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus productus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus taenius</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	-	1	?	?	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus centaureus</i>	?	?	?	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Toxomerus floralis</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Toxomerus basalis</i>	0	1	1	0	1	*	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus insignis</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus elisa</i>	1	1	0	0	1	1	0	*	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus funestus</i>	?	?	?	0	0	-	0	1	1	1	?	?	1	0	-	1	1	1	0
<i>Toxomerus anthrax</i>	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Toxomerus aurulentus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0

	2 0	2 1	2 2	2 3	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8
<i>Toxomerus arcifer</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus schlingeri</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus crockeri</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus mutuus</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Toxomerus ovatus</i>	0	1	1	0	0	-	0	0	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Toxomerus lunus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus minutus</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	-	1	?	?	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus incaicus</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus pichinchae</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus occidentalis</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus intermedius</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus steatogaster</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus dispar</i>	0	1	1	0	0	-	0	*	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Toxomerus mosaicus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Toxomerus duplicatus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus marginatus</i>	1	1	1	1	1	1	0	*	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus norma</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Toxomerus pictus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1	1
<i>Toxomerus musicus</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus idalius</i>	1	1	1	1	1	1	0	*	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus vertebratus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus laenas</i>	0	1	1	0	0	-	0	0	-	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus nasutus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Toxomerus virgulatus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus calceolatus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Toxomerus costalis</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus ferroxidus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Toxomerus parvulus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Toxomerus uranius</i>	?	?	?	0	1	1	0	1	0	1	?	?	0	1	0	1	1	1	0
<i>S. (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	1	0	1	0	0	-	1	0	-	1	1	0	2	1	0	0	1	1	1
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	1	1	0	0	0	-	1	0	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus purus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0

	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7	4 8	4 9	5 0	5 1	5 2	5 3	5 4	5 5	5 6	5 7
<i>Syrphus phaeostigma</i>	1	1	1	?	2	1	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1
<i>S. (Salpingogaster) nigra</i>	1	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	3	1	0	2	1	1	1	1
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1	1
<i>Toxomerus ciliatus</i>	0	1	1	0	0	?	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus aquilinus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	-
<i>Toxomerus geminatus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus flaviphurus</i>	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus verticalis</i>	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus aeolus</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus apeiensis</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus politus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus boscai</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus porticola</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus veve</i>	0	1	1	?	1	?	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus pulchellus</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus teliger</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	-
<i>Toxomerus bistrigatus</i>	?	?	1	1	1	1	?	1	?	?	?	2	0	?	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus tibicen</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus rohri</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus violaceus</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus croesus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	!	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus difficilis</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus papaveri</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus brevifacies</i>	?	?	1	0	1	1	?	0	?	?	?	0	0	?	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus watsoni</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	*	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus productus</i>	0	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus taeniatus</i>	?	?	1	0	0	1	?	0	?	?	?	0	0	?	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus centaureus</i>	0	0	1	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus floralis</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus basalis</i>	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus insignis</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	-
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus elisa</i>	0	1	1	0	1	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus funestus</i>	?	?	1	1	1	1	?	2	?	?	?	2	0	?	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus anthrax</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus aurulentus</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0

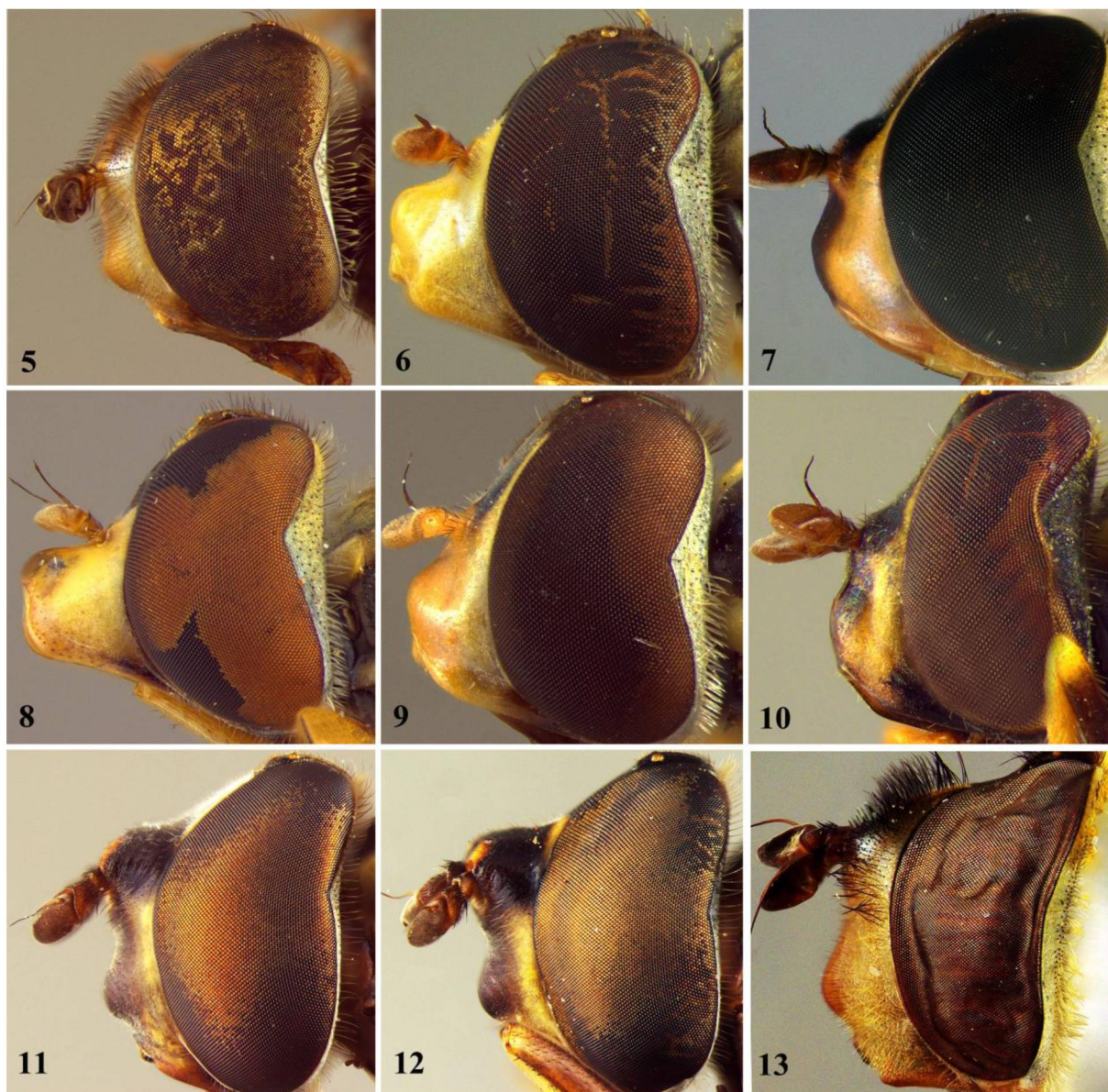
	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7	4 8	4 9	5 0	5 1	5 2	5 3	5 4	5 5	5 6	5 7
<i>Toxomerus arcifer</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus schlingeri</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus crockeri</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus mutuus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus ovatus</i>	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus lunus</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus minutus</i>	?	?	1	0	0	1	?	0	?	?	?	0	0	?	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus incaicus</i>	0	0	1	0	1	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus pichinchae</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Toxomerus occidentalis</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus intermedius</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus steatogaster</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-
<i>Toxomerus dispar</i>	1	1	1	1	1	1	1	\$	0	1	1	\$	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus mosaicus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus duplicatus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus marginatus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus norma</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus pictus</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus musicus</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus idalius</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	*	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus vertebratus</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus laenas</i>	1	1	1	1	1	?	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Toxomerus nasutus</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus virgulatus</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus calceolatus</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus costalis</i>	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus ferroxidus</i>	?	?	1	0	1	1	?	1	?	?	?	0	0	?	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	0	0	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Toxomerus parvulus</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Toxomerus uranius</i>	?	?	1	0	0	1	?	1	?	?	?	2	0	?	1	1	0	1	1
<i>S. (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	0	3	1	0	0	0	0	1	1
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	3	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1
<i>Toxomerus purus</i>	0	1	1	0	0	?	1	1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1

	5 8	5 9	6 0	6 1	6 2	6 3	6 4	6 5	6 6	6 7	6 8	6 9	7 0	7 1	7 2	7 3	7 4	7 5	7 6
<i>Syrphus phaeostigma</i>	1	2	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>S. (Salpingogaster) nigra</i>	1	1	0	2	1	1	0	2	0	1	2	2	0	1	1	1	0	0	0
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	1	2	0	2	1	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Toxomerus ciliatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	3	1	2	0	1	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus aquilinus</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus geminatus</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus flaviphylus</i>	0	2	1	*	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus verticalis</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Toxomerus aeolus</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus apegensis</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	?	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus politus</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus boscai</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus porticola</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus veve</i>	1	2	1	0	1	0	1	3	1	1	0	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	0	2	1	0	0	0	1	3	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus pulchellus</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus teliger</i>	1	1	0	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus bistrigatus</i>	1	0	1	1	1	0	?	?	1	1	?	?	?	1	?	?	1	1	1
<i>Toxomerus tibicen</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	0	0	1
<i>Toxomerus rohri</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus violaceus</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus croesus</i>	0	2	0	0	0	0	1	3	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus difficilis</i>	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	2	1
<i>Toxomerus papaveri</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Toxomerus brevifacies</i>	1	2	1	1	1	0	?	?	1	1	?	?	?	1	?	?	1	1	1
<i>Toxomerus watsoni</i>	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2	1
<i>Toxomerus productus</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus taeniatus</i>	1	2	1	2	1	0	?	?	1	2	?	?	?	1	?	?	0	2	1
<i>Toxomerus centaureus</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus floralis</i>	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus basalis</i>	0	0	1	0	1	0	1	3	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1
<i>Toxomerus insignis</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	1	0
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Toxomerus elisa</i>	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus funestus</i>	0	2	1	1	1	0	?	?	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Toxomerus anthrax</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Toxomerus aurulentus</i>	1	2	1	1	1	0	1	3	1	1	0	1	2	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1

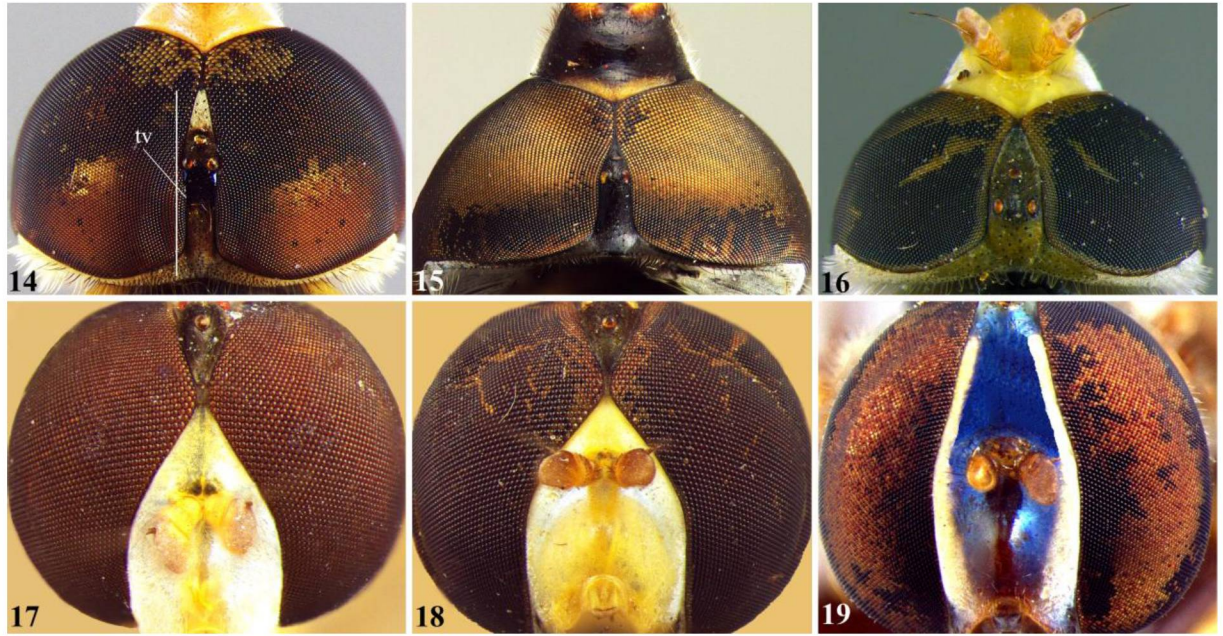
	5 8	5 9	6 0	6 1	6 2	6 3	6 4	6 5	6 6	6 7	6 8	6 9	7 0	7 1	7 2	7 3	7 4	7 5	7 6
<i>Toxomerus arcifer</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus schlingeri</i>	1	2	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus crockeri</i>	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus mutuus</i>	0	2	1	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>Toxomerus ovatus</i>	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus lunus</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus minutus</i>	1	0	1	2	1	0	?	?	1	2	?	?	?	1	?	?	0	2	1
<i>Toxomerus incaicus</i>	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus pichinchae</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	1	2	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus occidentalis</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus intermedius</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus steatogaster</i>	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus dispar</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Toxomerus mosaicus</i>	1	2	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus duplicatus</i>	1	0	1	\$	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus marginatus</i>	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Toxomerus norma</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Toxomerus pictus</i>	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus musicus</i>	1	2	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus idalius</i>	1	2	1	2	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	1
<i>Toxomerus vertebratus</i>	1	2	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus laenas</i>	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	1	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus nasutus</i>	0	2	1	0	0	0	1	3	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>Toxomerus virgulatus</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus calceolatus</i>	1	2	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Toxomerus costalis</i>	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Toxomerus ferroxidus</i>	0	0	1	1	1	0	?	?	1	1	?	?	?	1	?	?	0	0	1
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	1	2	1	2	1	0	0	0	1	1	1	0	1	?	0	0	?	?	?
<i>Toxomerus parvulus</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?
<i>Toxomerus uranius</i>	1	2	1	2	1	0	?	?	1	1	?	?	?	1	?	?	0	1	1
<i>S. (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	1	0	1	2	1	1	0	2	0	1	2	2	0	1	1	1	0	0	0
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	1	0	1	2	1	1	0	2	0	0	2	3	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	1	2	1	2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Toxomerus purus</i>	0	2	0	0	0	0	1	3	1	2	0	1	1	?	0	1	?	?	?

	7	7	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	
<i>Syrphus phaeostigma</i>	-	0	-	0	-	0	1	0	0	1	0	
<i>S. (Salpingogaster) nigra</i>	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1	
<i>Ocyptamus fuscipennis</i>	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus ciliatus</i>	?	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus aquilinus</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus geminatus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus flaviplurus</i>	0	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus verticalis</i>	-	1	0	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus aeolus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	
<i>Toxomerus apegensis</i>	1	1	1	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus politus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	
<i>Toxomerus boscii</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus porticola</i>	-	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	
<i>Toxomerus veve</i>	?	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus sylvaticus</i>	0	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus pulchellus</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	
<i>Toxomerus teliger</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus bistrigus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus tibicen</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	
<i>Toxomerus rohri</i>	?	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus violaceus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus procrastinatus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus croesus</i>	0	1	1	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus difficilis</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus papaveroi</i>	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus brevifacies</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus watsoni</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus productus</i>	?	1	2	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus taenius</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus centaureus</i>	?	1	1	0	-	0	?	0	1	1	0	
<i>Toxomerus floralis</i>	-	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	
<i>Toxomerus basalis</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus insignis</i>	-	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus lacrymosus</i>	-	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	
<i>Toxomerus elisa</i>	?	1	1	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus funestus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus anthrax</i>	-	1	1	0	-	1	1	0	0	1	0	
<i>Toxomerus aurulentus</i>	-	1	0	0	-	0	1	0	0	0	0	
<i>Toxomerus ornithoglyphus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	

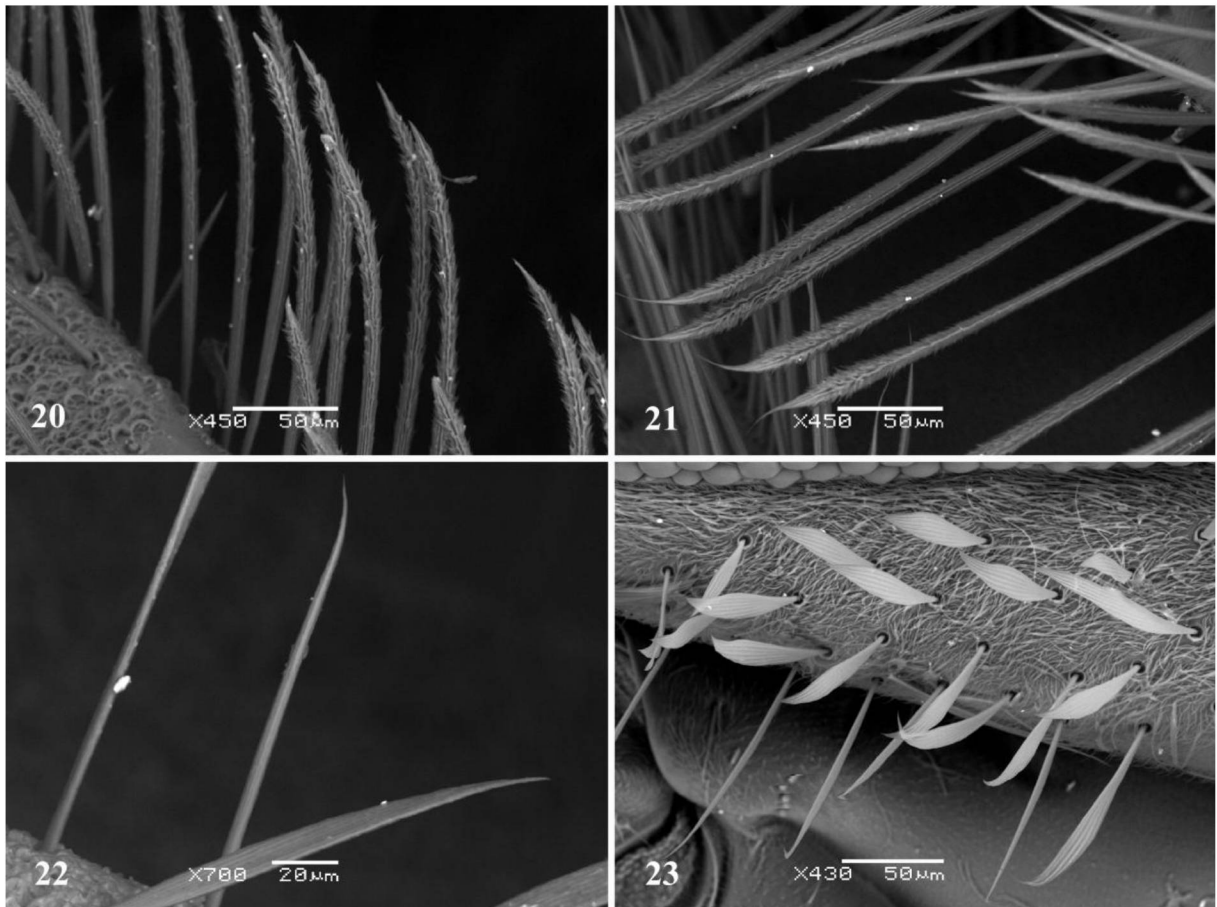
	7	7	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	
<i>Toxomerus arcifer</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus schlingeri</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	
<i>Toxomerus crockeri</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus mutuus</i>	0	1	1	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus multipunctatus</i>	-	1	0	0	-	0	1	1	1	1	0	
<i>Toxomerus ovatus</i>	0	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus lunus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus minutus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus incaicus</i>	?	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	
<i>Toxomerus polygraphicus</i>	1	1	1	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus pichinchae</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus undecimpunctatus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus occidentalis</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus intermedius</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus steatogaster</i>	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus dispar</i>	-	1	2	0	-	1	1	0	0	1	0	
<i>Toxomerus mosaicus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus duplicatus</i>	0	1	1	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus marginatus</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus norma</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus pictus</i>	0	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	
<i>Toxomerus musicus</i>	1	1	1	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus idalius</i>	0	1	2	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus vertebratus</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus laenas</i>	?	1	0	0	-	1	1	0	0	1	0	
<i>Toxomerus saphiridiceps</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus nasutus</i>	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	
<i>Toxomerus virgulatus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus calceolatus</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	
<i>Toxomerus costalis</i>	0	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus hieroglyphicus</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus ferroxidus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Toxomerus jussiaeae</i>	?	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	
<i>Toxomerus parvulus</i>	?	1	0	0	-	0	0	1	1	1	0	
<i>Toxomerus uranius</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>S. (Eosalpingogaster) cochenillivora</i>	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1	
<i>Ocyptamus fascipennis</i>	-	0	-	0	-	0	1	0	0	0	0	
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	-	0	-	0	-	0	1	0	0	0	0	
<i>Toxomerus purus</i>	?	1	2	0	-	0	0	1	1	1	0	



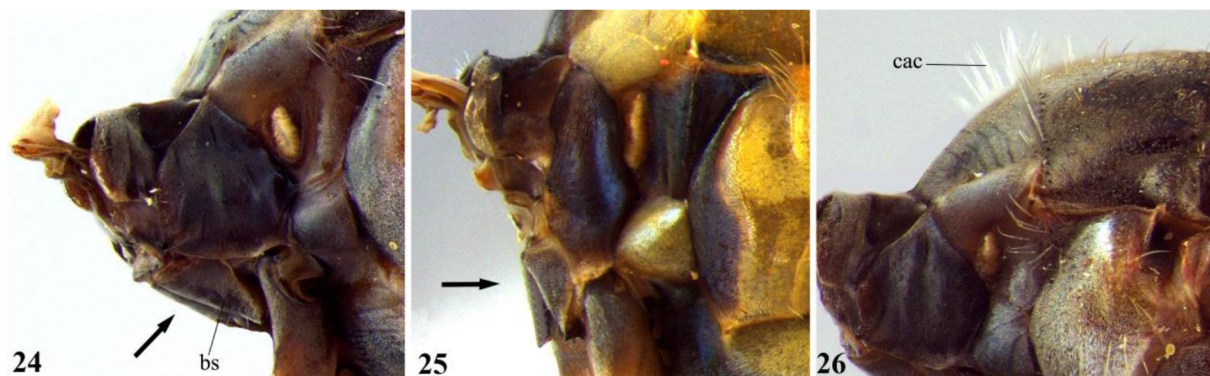
FIGURAS 5–13. Cabeça, vista lateral: (5) *O. fuscipennis*, macho; (6) *T. vertebratus*, macho; (7) *T. aquilinus*, fêmea; (8) *T. idalius*, macho; (9) *T. virgulatus*, fêmea; (10) *T. costalis*, fêmea; (11) *S. nigra*, fêmea; (12) *S. nigra*, macho; (13) *S. phaeostigma*, macho.



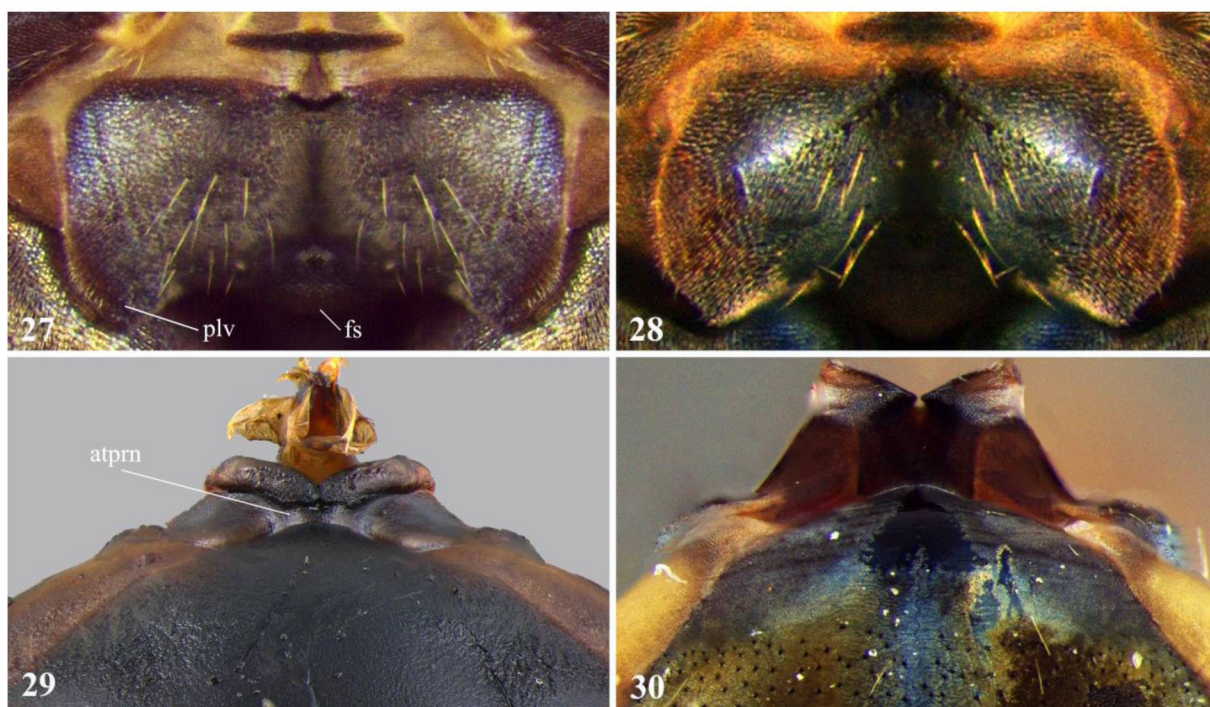
FIGURAS 14–19. Cabeça, vista dorsal: (14) *T. aquilinus*, macho; (15) *S. nigra*, macho; (16) *T. incaicus*, macho; Cabeça, vista frontal: (17) *T. jussiaeae*, macho; (18) *T. vertebratus*, macho; (19) *T. flaviphurus*, fêmea. tv: triângulo vertical; a barra vertical branca indica a extensão da área representada pelo triângulo vertical.



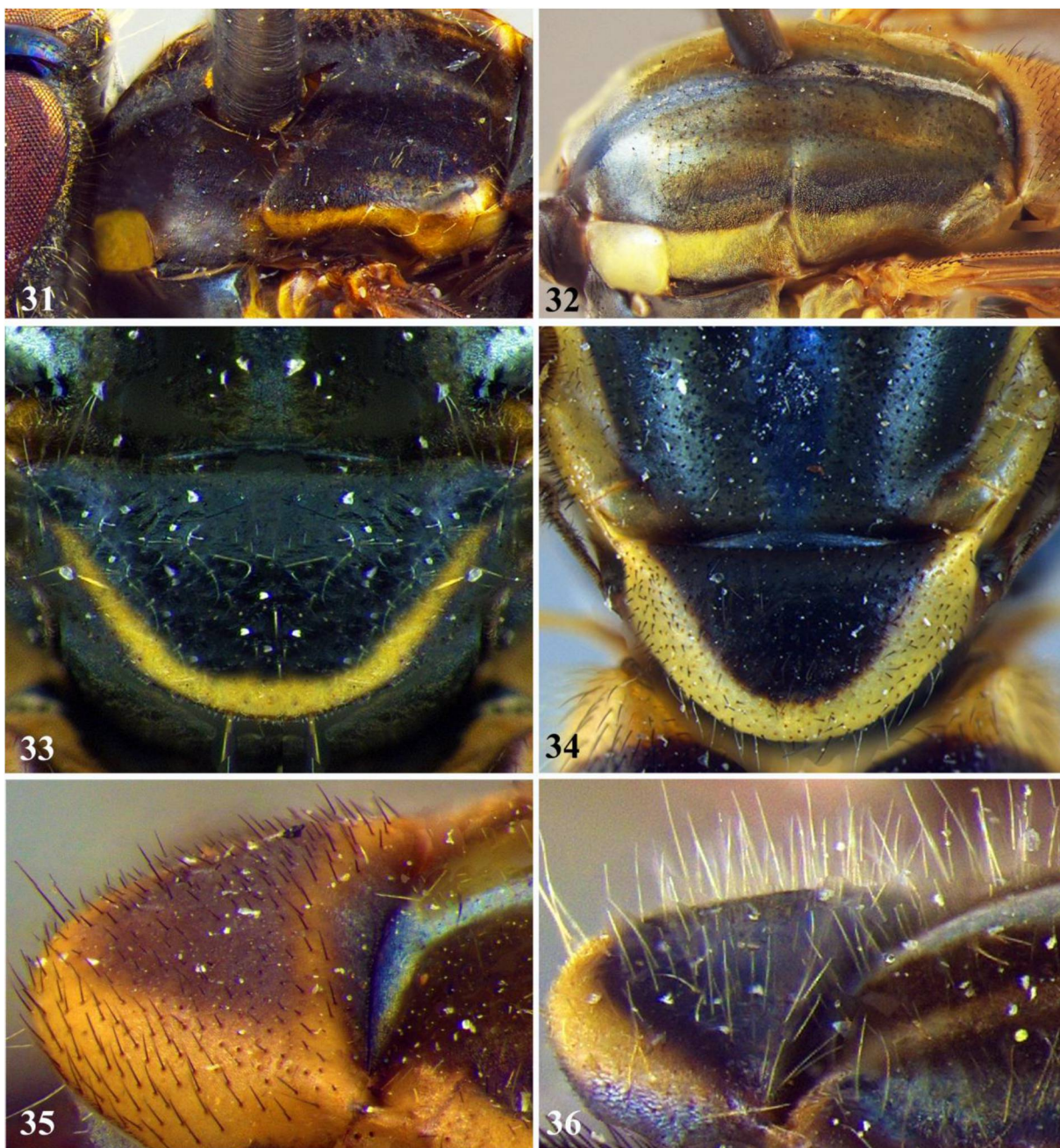
FIGURAS 20–23. Cerdas modificadas do occipício (Microscopia eletrônica): (20) *S. phaeostigma*; (21) *O. fuscipennis*; (22) *O. fuscipennis*; (23) *Toxomerus* sp.



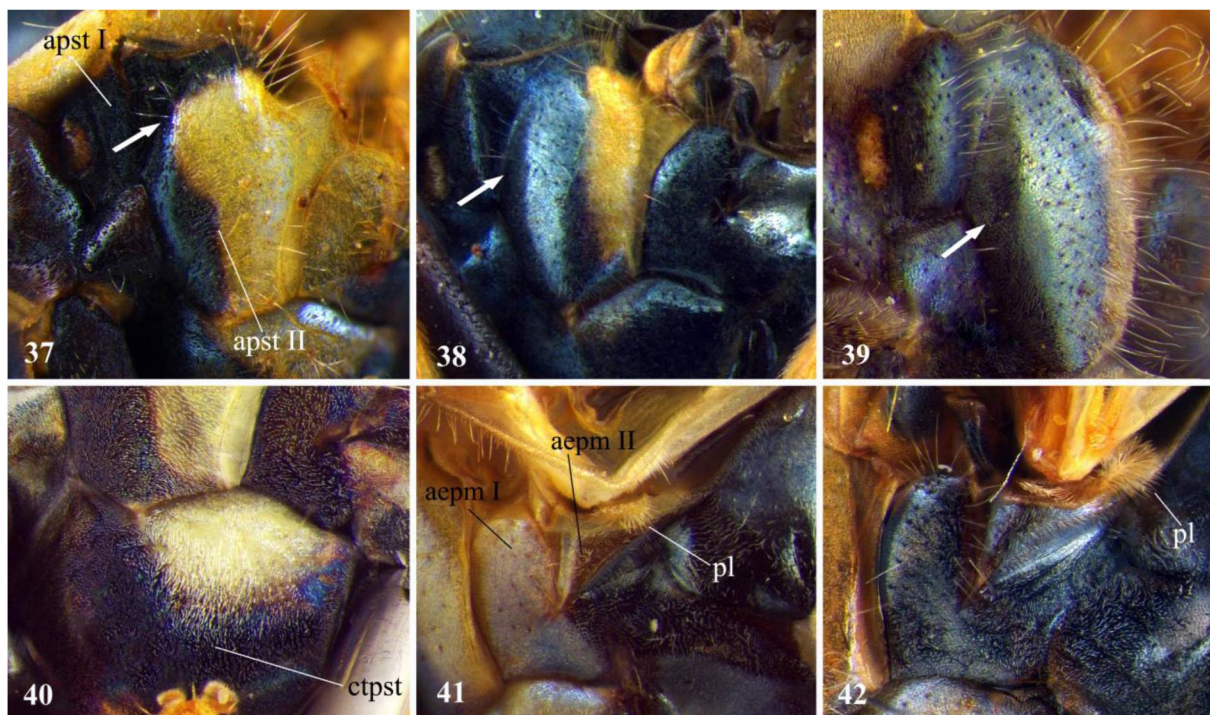
FIGURAS 24–26. Protórax, vista lateral: (24) *O. fuscipennis*; (25) *T. steatogaster*. Escuto, vista latero-anterior: (26) *O. fuscipennis*. bs: basisterno. cac: colar anterior de cerdas distintas. As setas pretas indicam a posição do basisterno.



FIGURAS 27–30. Basisterno: (27) *T. politus*; (28) *T. dispar*. Antepronoto, vista dorsal: (29) *S. phaeostigma*; (30) *T. intermedius*. plv: projeção lateroventral do basisterno; fs: furcasterno; atprn: antepronoto.



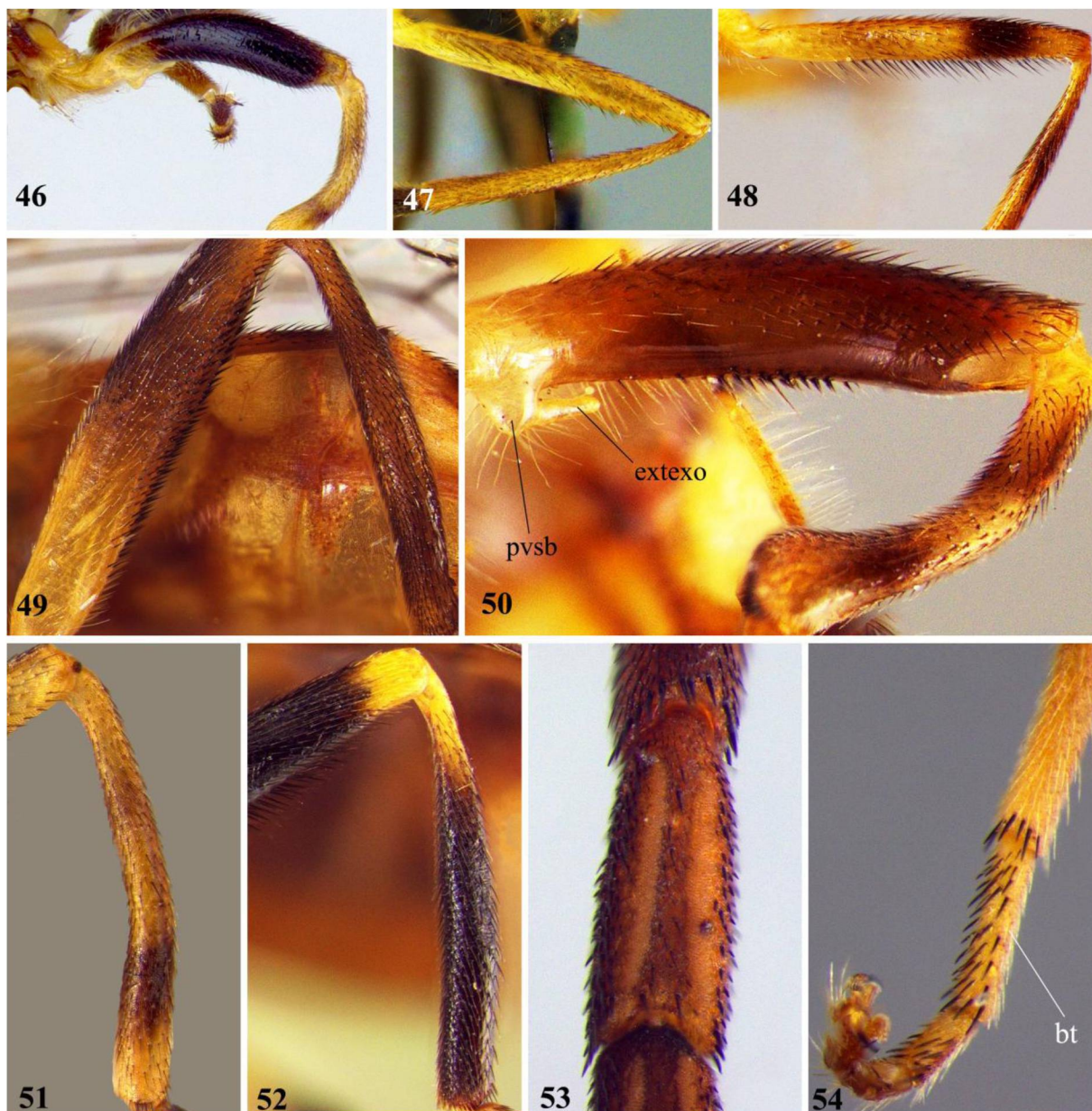
FIGURAS 31–36. Escuto, vista dorso-lateral: (31) *T. costalis*; (32) *T. politus*. Escutelo, vista dorsal: (33) *T. costalis*; (34) *T. saphiridiceps*. Escutelo, vista lateral: (35) *T. intermedius*; (36) *T. costalis*.



FIGURAS 37–42. Anepisterno posterior, vista lateral: (37) *T. incaicus*; (38) *T. flaviplurus*. Anepisterno posterior, vista fronto-lateral: (39) *T. dispar*. Catepisterno, vista lateral, mácula dorsal: (40) *T. pulchellus*. Plúmula: (41) *T. mutuus*; (42) *T. intermedius*. apst I: anepisterno anterior; apst II: anepisterno posterior; ctpst: catepisterno; aepm I: anepímero anterior; aepm II: anepímero dorsomedial; pl: plúmula. As setas brancas indicam o limite ventral de distribuição das cerdas do 1/3 anterior do apst II.



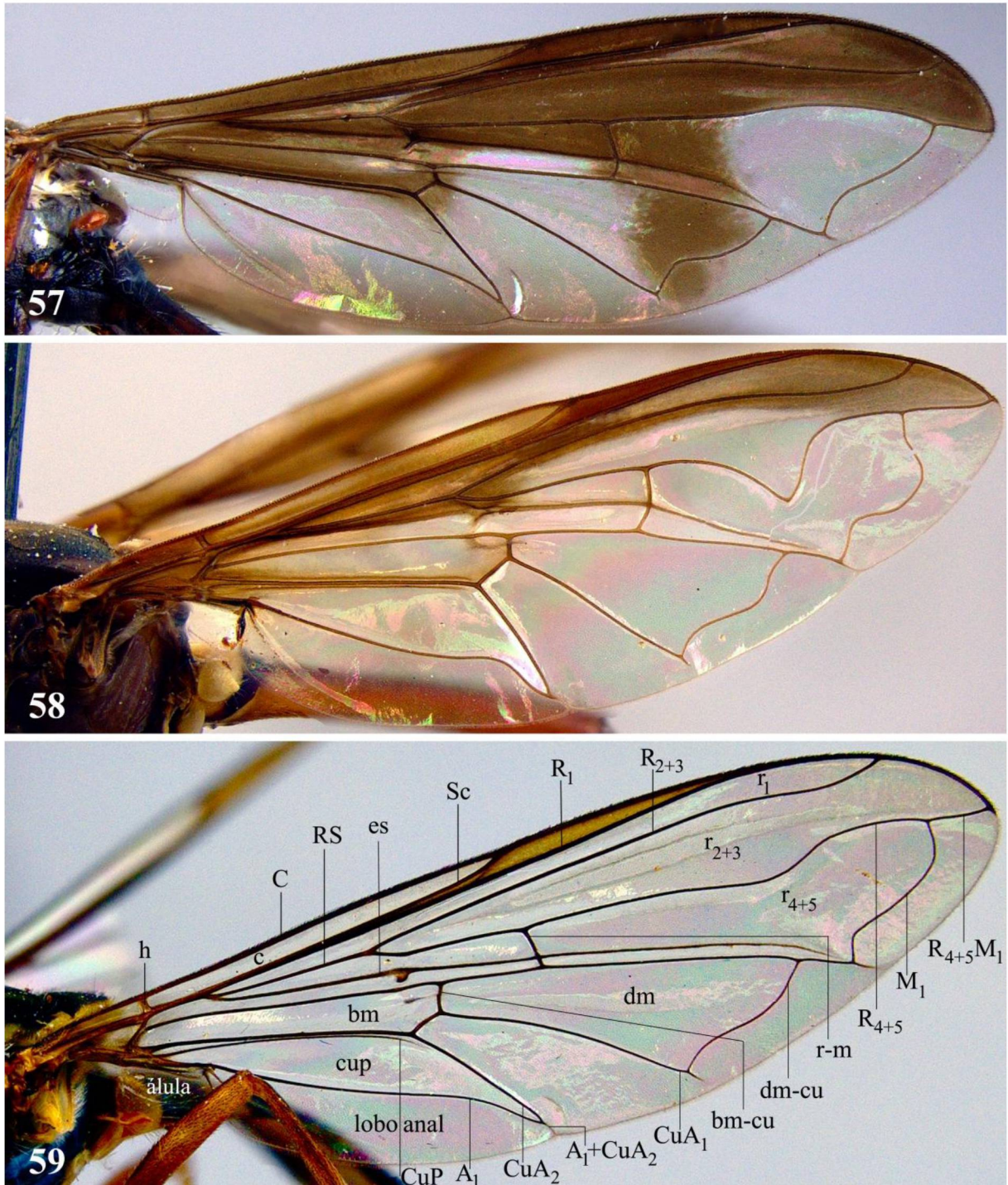
FIGURAS 43–45. Ponte pós-metacoxal: (43) completa, *S. nigra*; (44) incompleta, *T. dispar*. Antetergito (att): (45) *T. aquilinus*.



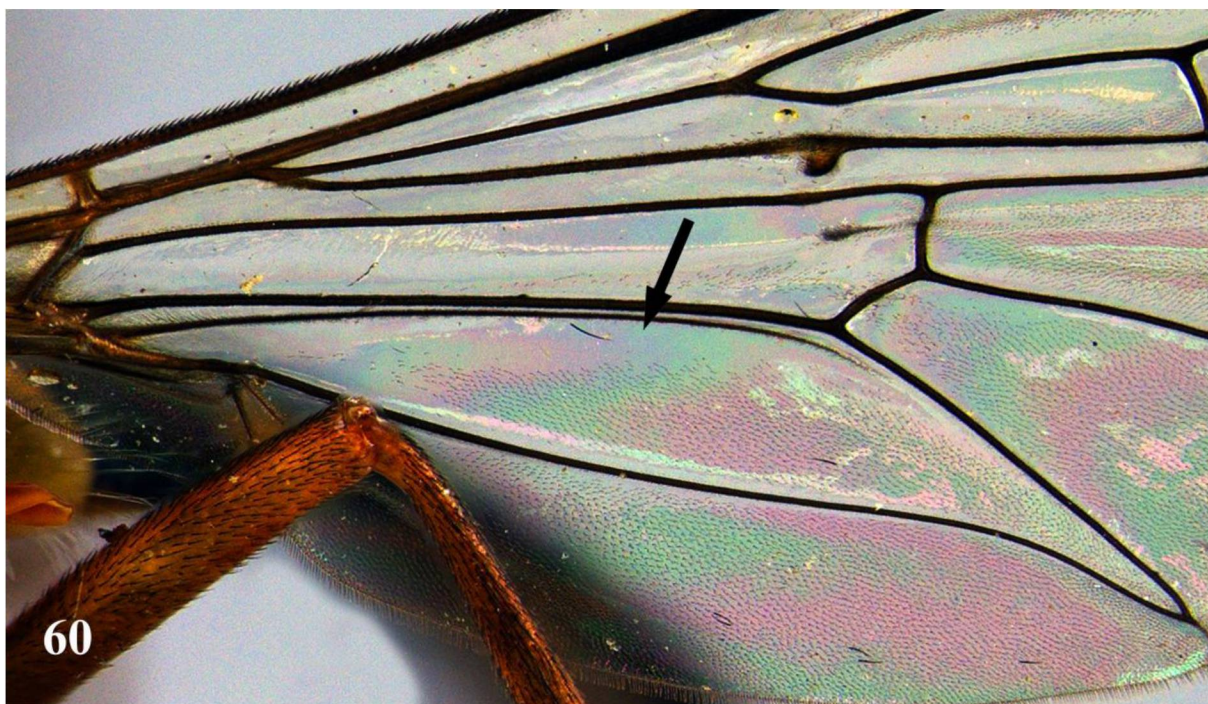
FIGURAS 46–54. Metafemur, vista lateral: (46) *T. geminatus*, macho; (47) *T. mutuus*, macho; (48) *T. sylvaticus*, macho; (49) *T. teliger*, macho. Metafemur, vista ventral: (50) *T. geminatus*, macho. Metatíbia, vista lateral: (51) *T. occidentalis*; (52) *T. costalis*. Mesobasotarsômero (bt): (53) *S. nigra*, fêmea; (54) *T. dispar*, fêmea. pvsb: processo ventral sub-basal; extexo: extensão do exoesqueleto a partir do processo ventral sub-basal.



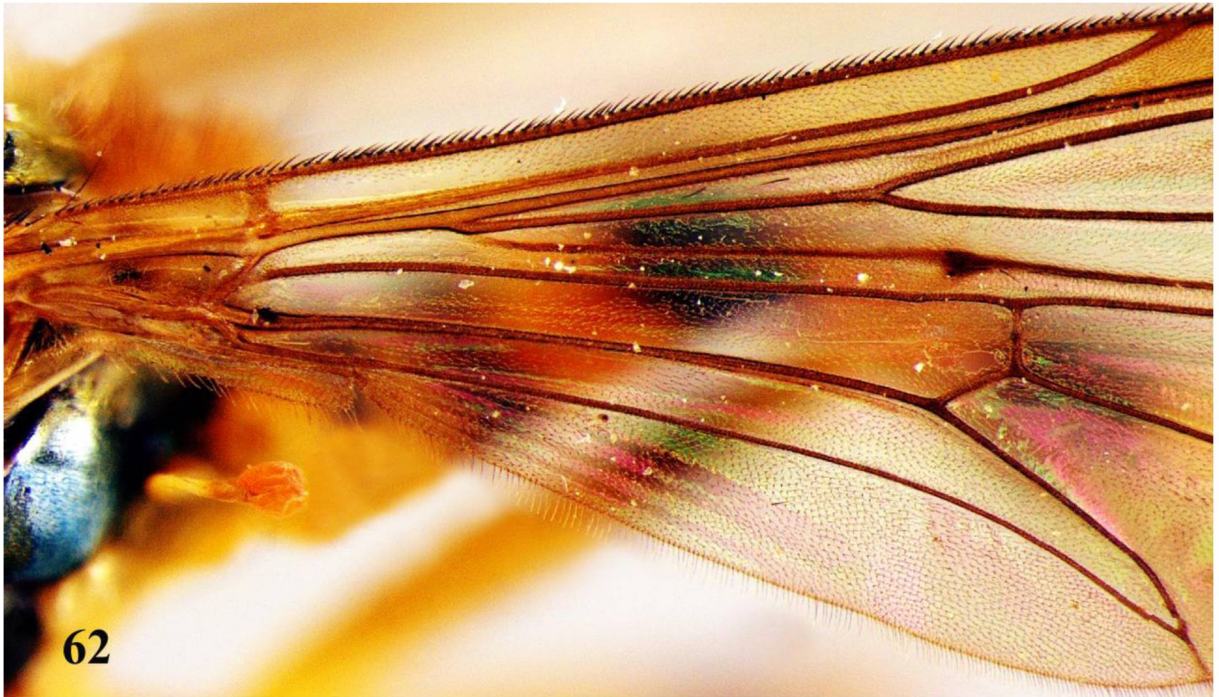
FIGURAS 55–56. Metafemur, vista ventral: (55) *S. nigra*, macho. Metafemur, vista lateral: (56) *T. dispar*, macho.



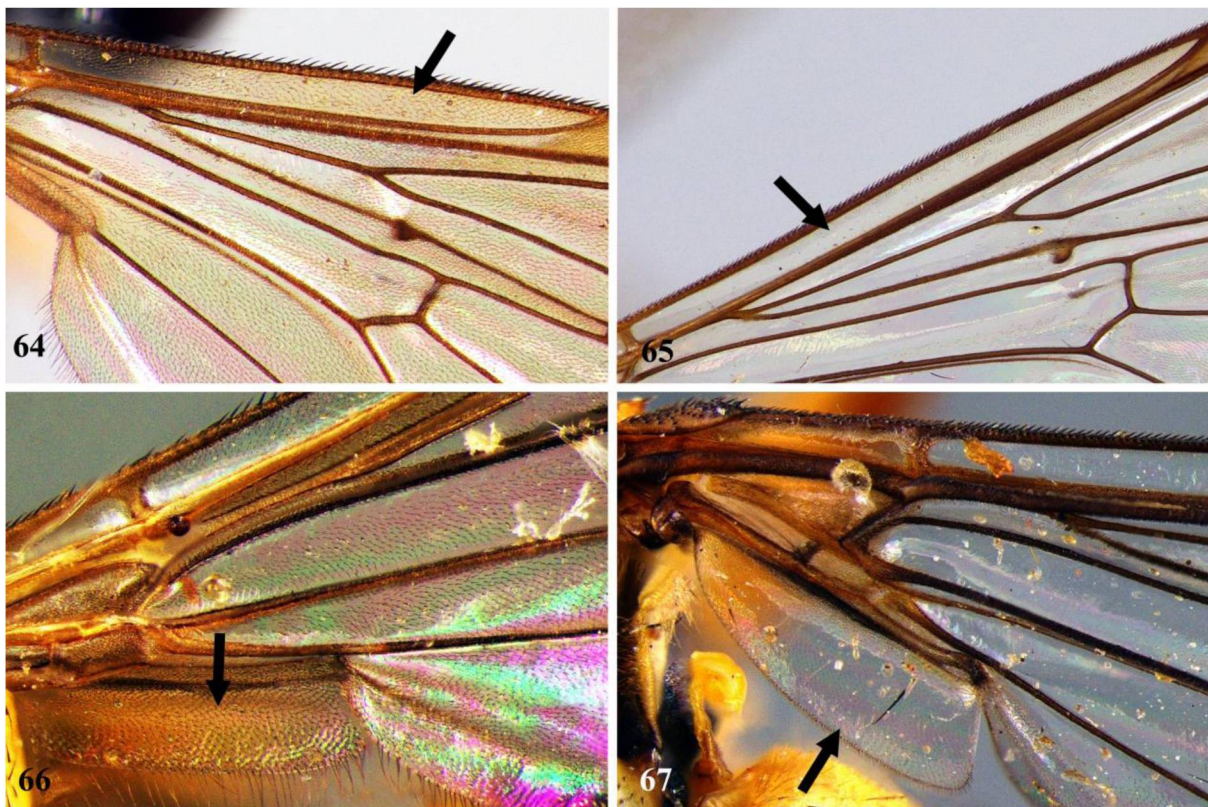
FIGURAS 57–59. Asa, vista dorsal: (57) *O. fuscipennis*; (58) *S. nigra*; (59) *T. sapphiridiceps*. As indicações feitas representam células e veias de uma asa. es: veia espúria.



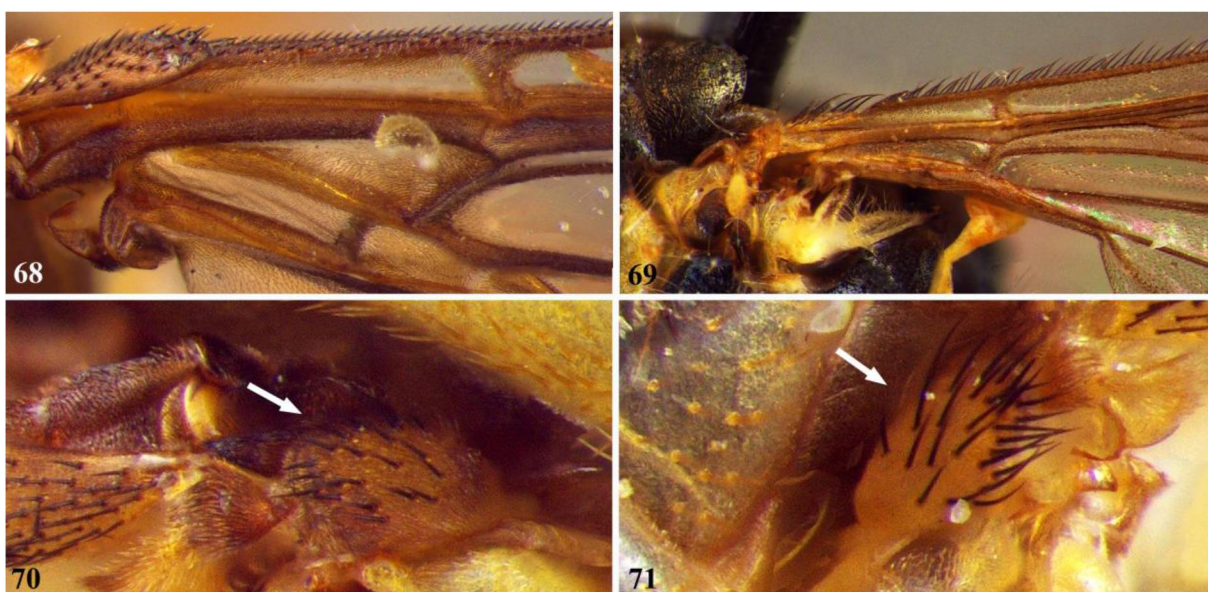
FIGURAS 60–61. Célula *cup*, vista dorsal: (60) *T. sapphiridiceps*; (61) *T. lacrymosus*. As setas indicam a célula em questão.



FIGURAS 62–63. Asa, metade basal, vista dorsal: (62) *T. sylvaticus*, macho; (63) *T. costalis*, macho.



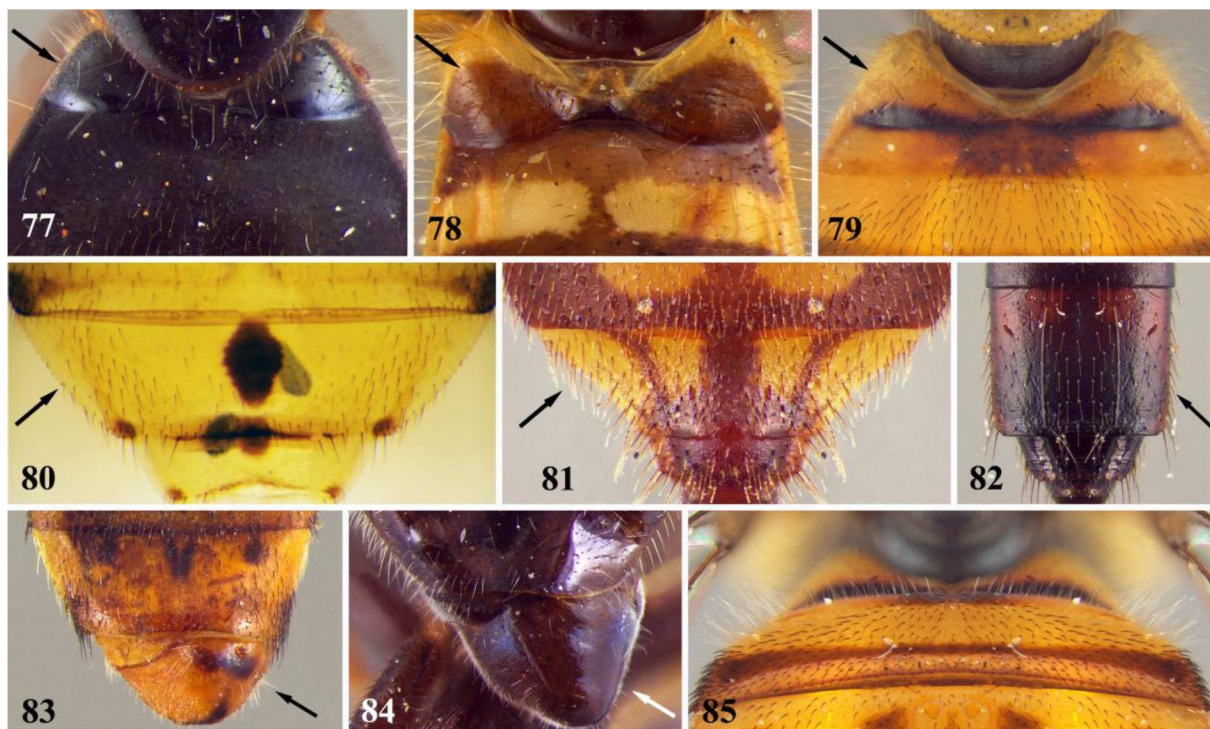
FIGURAS 64–67. Célula costal, vista dorsal: (64) *T. dispar*; (65) *T. sapphiridiceps*. Álula, vista dorsal: (66) *T. pichincha* (67) *T. intermedius*. As setas indicam a área em questão para cada figura.



FIGURAS 68–71. Base da asa: (68) *T. intermedius*, macho; (69) *T. anthrax*, macho. Tégula: (70) *T. teliger*, macho; (71) *T. geminatus*, macho. As setas indicam a estrutura em questão.



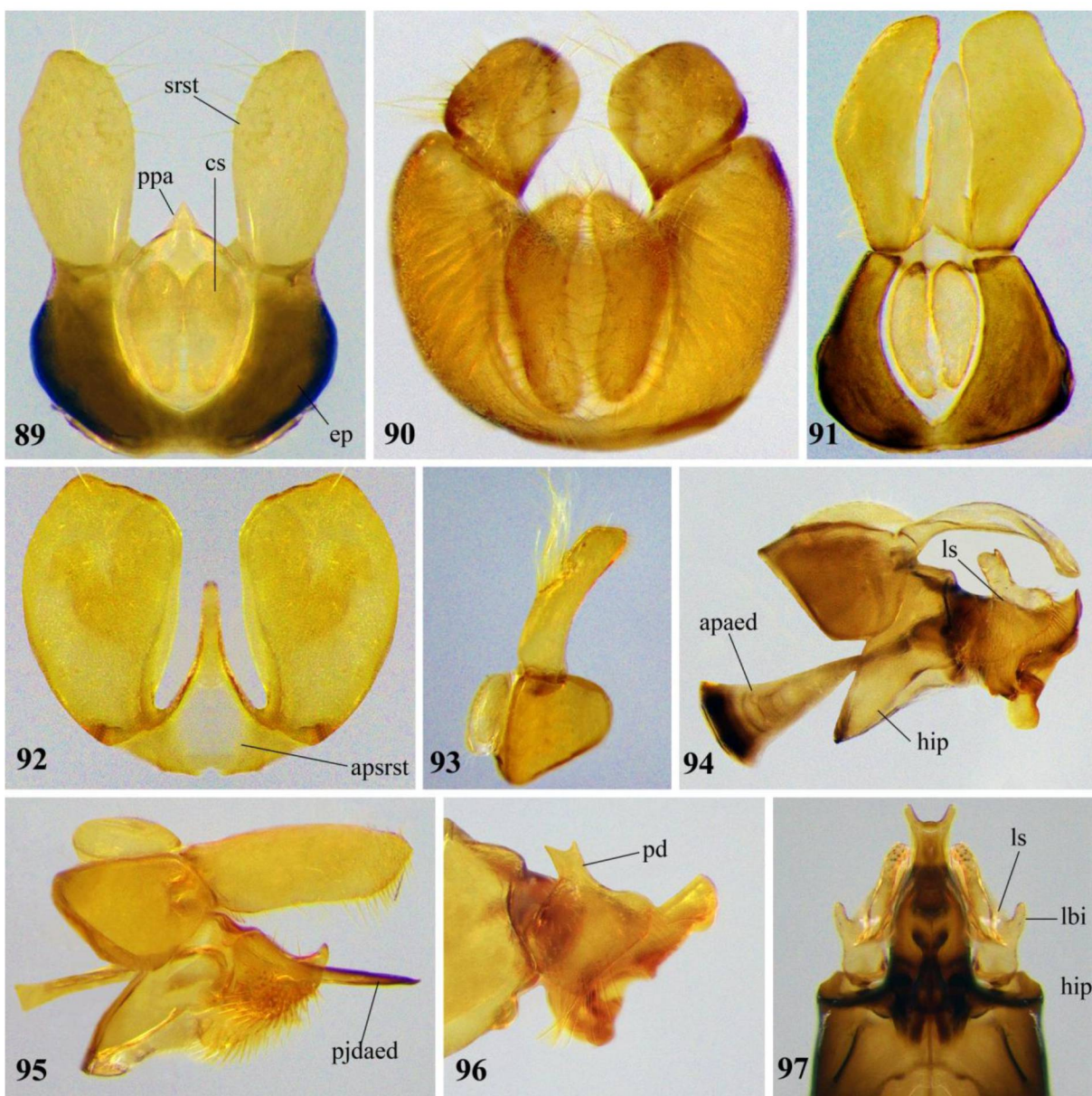
FIGURAS 72–76. Abdomes, vista dorsal: (72) *T. pulchellus*, macho; (73) *T. ciliatus*, macho; (74) *T. undecimpunctatus*, macho; (75) *O. fascipennis*, macho. Abdomes, vista ventral: (76) *S. phaeostigma*, macho. A numeração indica os esternos pré-abdominais.



FIGURAS 77–85. Primeiro tergo abdominal: (77) *T. dispar*; (78) *T. geminatus*; (79) *T. pulchellus*. Tergo V, fêmea: (80) *T. steatogaster*; (81) *T. geminatus*; (82) *O. fascipennis*. Tergo VIII, macho: (83) *T. lacrymosus*; (84) *T. flaviplurus*. Tergo II, vista posterior: (85) *T. pulchellus*, macho. As setas indicam a estrutura em questão para cada figura.



FIGURAS 86–88. Genitália feminina, tergos VII e VIII: (86) *T. intermedius*; (87) *T. verticalis*; (88) *T. brevifacies*.



FIGURAS 89–97. Genitália masculina. Epândrio e estruturas associadas, vista dorsal: (89) *T. occidentalis*; (90) *S. phaeostigma*; (91) *T. flaviplurus*. Surstilos, apódema surstilar e processo pós-anal, vista dorsal: (92) *T. norma*. Epândrio e estruturas associadas, vista lateral: (93) *T. undecimpunctatus*. Epândrio, Hipândrio e estruturas associadas, vista lateral: (94) *T. undecimpunctatus*. Epândrio, Hipândrio e estruturas associadas, vista lateral: (95) *T. undecimpunctatus*. Epândrio, Hipândrio e estruturas associadas, vista lateral: (96) *T. undecimpunctatus*. Epândrio, Hipândrio e estruturas associadas, vista dorsal: (97) *T. undecimpunctatus*.

sylvaticus; (95) *T. floralis*. Lobo superior, vista lateral: (96) *T. norma*. Hipândrio e estruturas associadas, vista dorsal: (97) *T. flaviplurus*. srst: surstilos; ppa: processo pós-anal; cs: cercus; ep: epândrio; apsrst: apódema surstilar; apaed: apódema do edeago; ls: lobo superior; hip: hipândrio; pjdaed: projeção dorsal do edeago; pd: processo dorsal do lobo superior; lbi: lobo interno no lobo superior.

ANÁLISE CLADÍSTICA

A análise usando pesagem igual dos caracteres resultou em duas árvores mais parcimoniosas de 538 passos, índice de consistência 20 e índice de retenção 65. O consenso estrito das mesmas, por sua vez, apresentou 539 passos, índice de consistência 20 e índice de retenção 65, estando ilustrado na figura 98, com o suporte de Bremer absoluto indicado abaixo de cada ramo.

Para as análises com pesagem implícita, um sumário contendo o número de árvores resultantes, *fit* da árvore obtida, comprimentos e índices de consistência e retenção para cada um dos valores de concavidade k testados, encontra-se na Tabela V. Foram encontrados grupos monofiléticos que se mantiveram apesar da variação no parâmetro testado.

Para discussão da hipótese de relacionamento filogenético optou-se pelas análises com pesagem dos caracteres contra homoplasias. A percepção de que nem todos os caracteres apresentam o mesmo sinal para reconstrução da história evolutiva, torna os relacionamentos alcançados com a pesagem igual dos caracteres fragilizados (Farris 1983; Goloboff 1995; Goloboff *et al.* 2008b). Além disso, a apresentação de evidências que indicam resultados mais estáveis e com maior suporte e resolução através da pesagem de caracteres, embasam a decisão tomada nesse estudo (Goloboff 1995; Goloboff *et al.* 2008b).

Quanto ao valor de concavidade a ser utilizado, como já reportado anteriormente, não existe um valor de concavidade mais apropriado a ser usado nas análises de pesagem implícita (Goloboff *et al.* 2008b). Da mesma forma sabe-se que o uso de diferentes valores podem levar à relacionamentos diferenciados. No presente estudo optou-se por discutir o cladograma obtido a partir do valor de k , com a topologia resultante que expressasse os relacionamentos

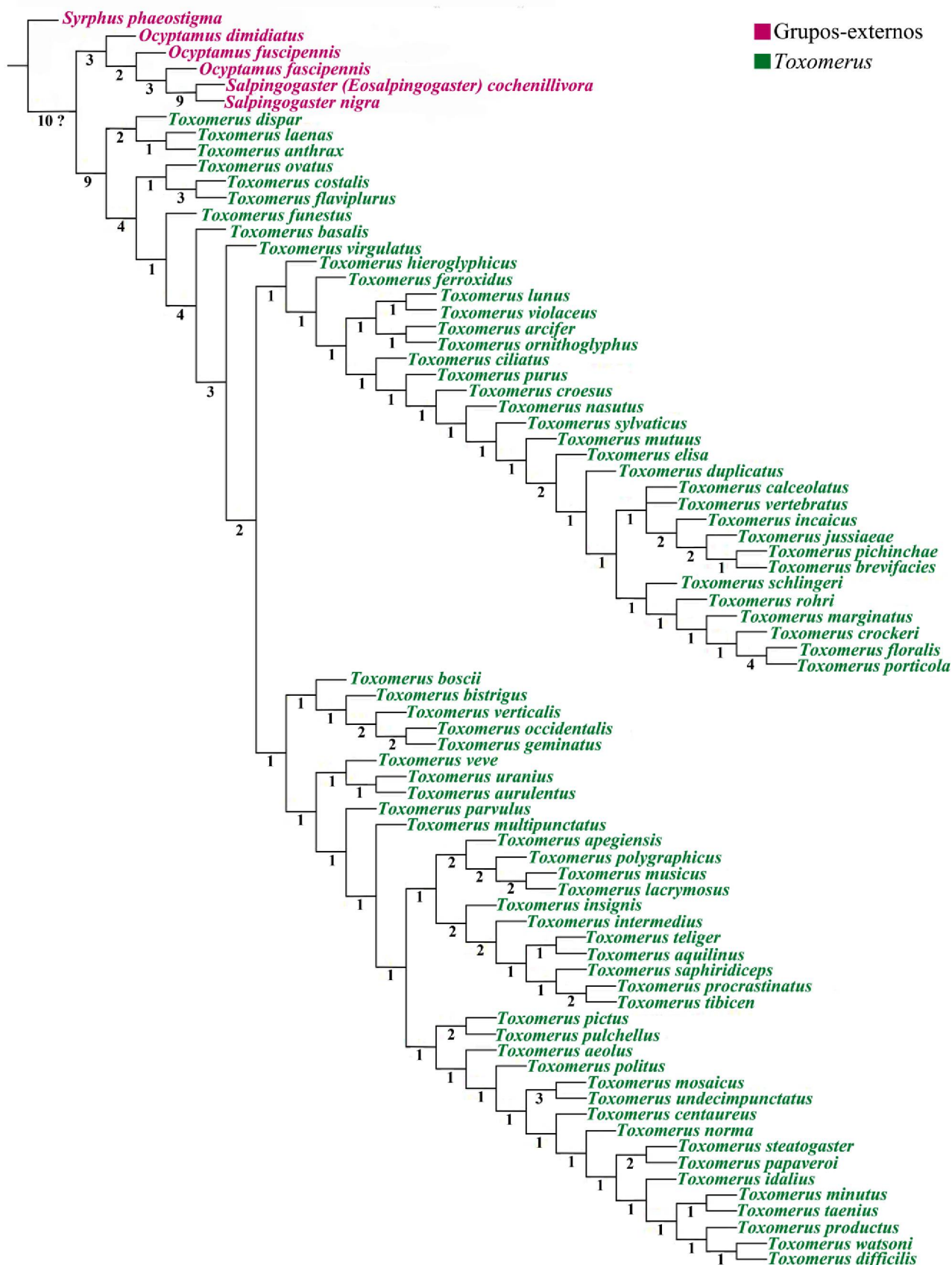


FIGURA 98. Relações filogenéticas entre as espécies de *Toxomerus*. Cladograma de consenso estrito dos dois cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem igual dos caracteres (539 passos, I.C. = 20 e I.R. = 65). Os números abaixo de cada ramo indicam o valor do suporte de Bremer absoluto.

mais prováveis envolvendo as espécies estudadas (*ver discussão dos resultados*). Assim, neste estudo, a topologia resultante das análises de pesagem implícita usando $k = 5$ e 6 foi selecionada para apresentação e discussão dos resultados, uma vez que o cladograma resultante para ambos valores foi o mesmo. A figura 99 ilustra essa topologia, juntamente com o suporte de Bremer relativo dos ramos expresso em porcentagem.

HIPÓTESE FILOGENÉTICA

Nesta seção dos resultados serão apresentados os relacionamentos filogenéticos alcançados com a topologia definida para discussão. Será feita uma comparação entre os relacionamentos estabelecidos nesta topologia com os determinados sob as demais concavidades. Essa comparação tem o intuito de verificar a estabilidade dos relacionamentos apresentados através do estudo de sensibilidade desenvolvido.

As análises com pesagem implícita dos caracteres usando $k = 5$ e 6 geraram uma árvore mais parcimoniosa com 566 passos, índice de consistência 19 e índice de retenção 63 (Fig. 99). *Toxomerus* mostrou-se como uma unidade monofilética para todas as espécies do gênero estudadas. Situação igualmente estabelecida em todos os valores de k testados, assim como na pesagem igual dos caracteres. São nove caracteres suportando o táxon, dos quais quatro são sinapomórficos [caráteres 7 (0); 13(1); 63 (0) e 78 (1)] e cinco são homoplásticos [20 (0); 54 (1); 61 (1); 74 (1); 75 (1)] (Fig. 100). Entre as sinapomorfias estão: triângulo frontal de cor amarela nos machos [7 (0)]; margem dorsal do occipício larga [13 (1)]; tégula de coloração amarela [63 (0)]; e a presença de processo pós-anal esclerotizado entre os surstilos, surgindo a partir do apódema surstilar [78 (1)]. Entre as homoplasias, o estado do caráter referente à extensão da veia espúria, o qual em *Toxomerus* define-se além do ponto mais distal da veia dm-cu [54 (1)], é compartilhado com a espécie *Salpingogaster nigra*, do grupo-externo. Os demais caracteres homoplásticos suportando o gênero apresentam ressurgimentos independentes internos ao gênero.

Dentro de *Toxomerus*, grupos monofiléticos menores foram formados. Na base do cladograma dessas espécies está (*T. laenas* (*T. anthrax* + *T. dispar*)), situado como clado-ir-

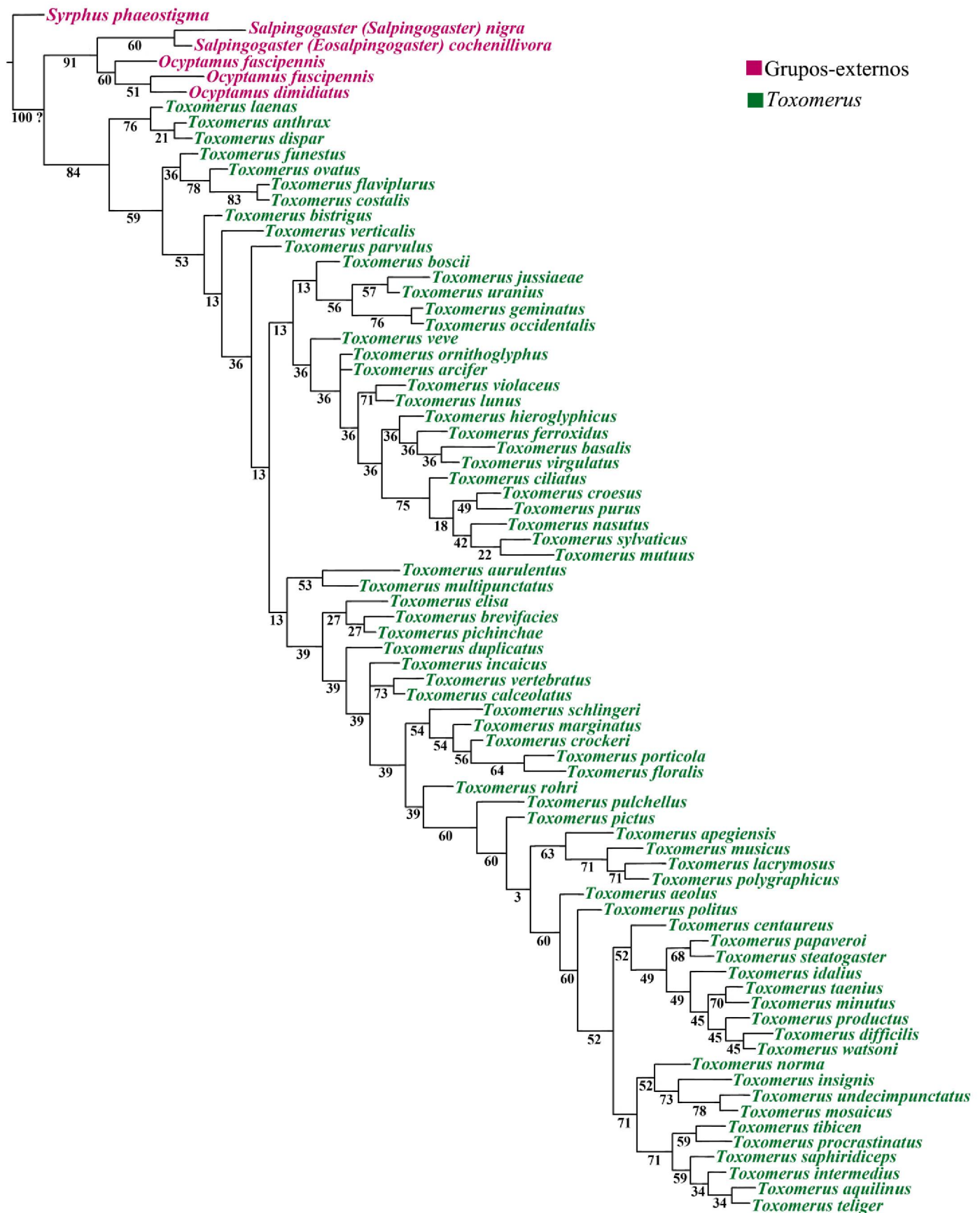


FIGURA 99. Relações filogenéticas entre as espécies de *Toxomerus*. Cladograma mais parcimonioso obtido sob pesagem implícita dos caracteres, $k = 6$ (566 passos, I.C. = 19 e I.R. = 63). Os números abaixo de cada ramo indicam o valor do suporte de Bremer relativo (expressos em porcentagem).

mão das demais (Fig. 101). A monofilia das mesmas foi suportada em todas as análises realizadas e teve apoio, segundo a topologia discutida, em cinco caracteres homoplásticos. São eles: projeção lateroventral do basisterno estendendo-se até a margem ventral do furcasterno [19 (0)]; anepisterno anterior nos machos densamente piloso [31 (1)]; abdome com lados paralelos [65 (1)]; tergo II nos machos com largura menos que duas vezes o comprimento [68 (0)]; e presença de processo dorsal delgado a partir do edeago [82 (1)]. O estado do caráter 82 presente nessas espécies, apesar de representar uma homoplasia, é importante para definição desse agrupamento. O mesmo foi observado em apenas mais duas espécies de *Toxomerus*, situadas mais apicalmente no cladograma. Embora o clado esteja bem suportado ao longo das análises realizadas, o relacionamento obtido entre elas foi mais instável.

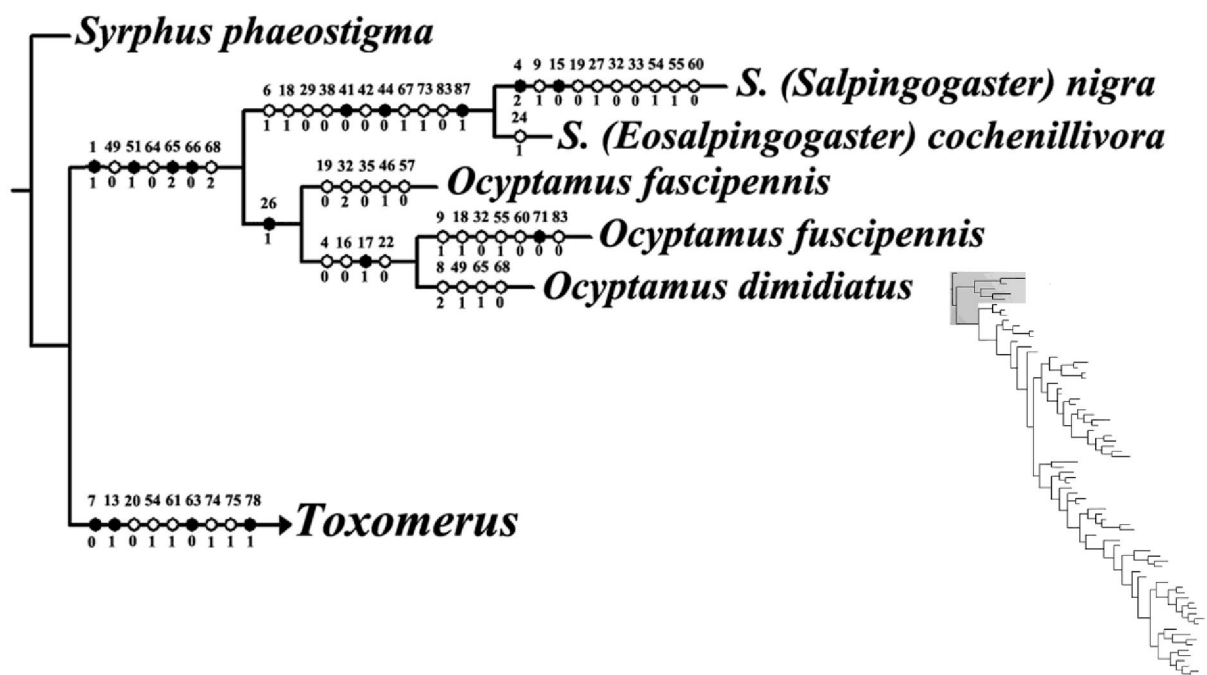


FIGURA 100. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento entre as espécies usadas como grupo-externo e monofilia de *Toxomerus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

O agrupamento formado pelas espécies *T. funestus*, *T. ovatus*, *T. flaviplurus* e *T. costalis* foi o próximo a se diferenciar (Fig. 101). Segundo essa hipótese, essas espécies relacionam-se pela célula *cup* tão larga quanto ou mais estreita que a célula *bm* [58 (0)]. Esse

clado foi suportado em apenas duas das análises de pesagem de caracteres realizada, demonstrando instabilidade no agrupamento das quatro espécies. *Toxomerus costalis* e *T. flaviplurus*, por sua vez, apresentaram seu relacionamento bem estabelecido, tendo sido encontrado em todas as análises desenvolvidas. Foram encontrados seis caracteres homoplásticos sustentando esse relacionamento [2 (0); 4 (1); 24 (1); 31 (1); 35 (0); 73 (1)]. Dentre eles, a ausência ou redução da mácula dorsal no catepisterno [35 (0)] foi observado apenas nos exemplares dessas duas espécies em *Toxomerus*, que em geral caracteriza-se pela presença desta mácula no esclerito. A homoplasia resultante deve-se à presença do estado em questão na espécie *O. fascipennis*, do grupo-externo.

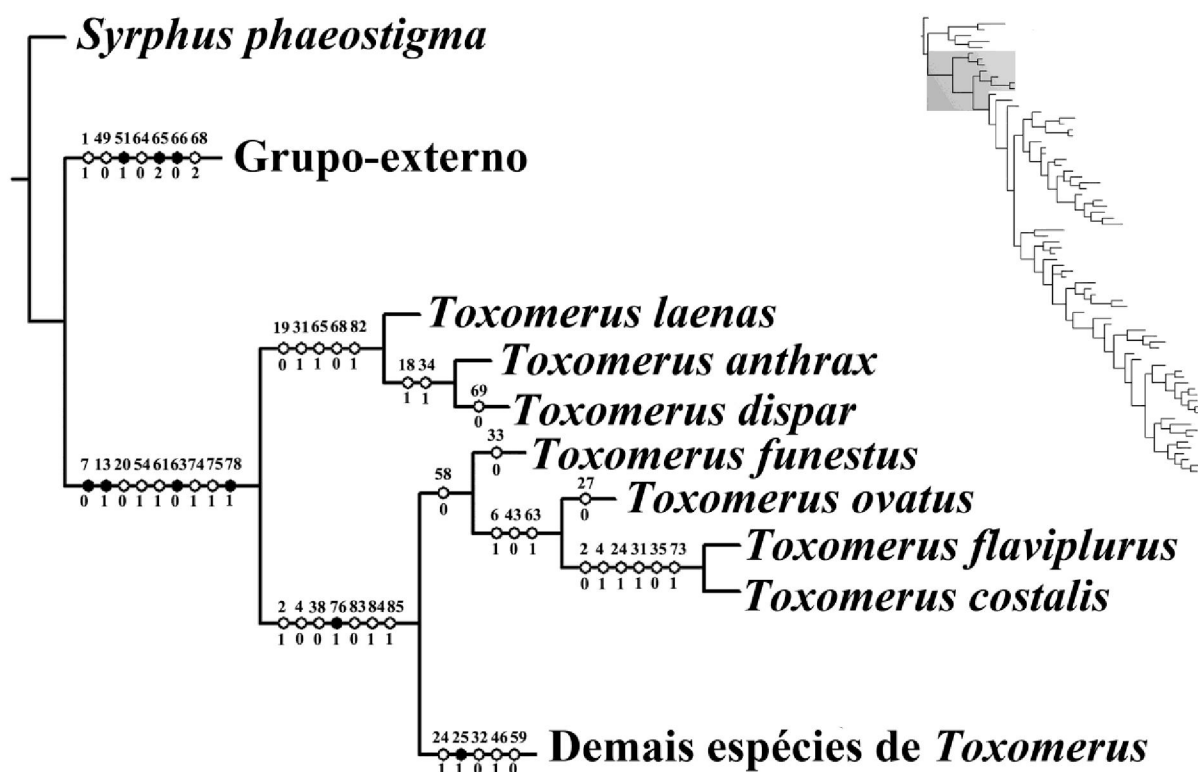


FIGURA 101. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento entre as espécies de *Toxomerus* situadas na base do cladograma do gênero. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

Subseqüentemente, as espécies *T. bistrigus*, *T. verticalis* e *T. parvulus* diferenciaram-se independentemente e em sequência no cladograma (Fig. 102). Seus posicionamentos nas análises foram, entretanto, consideravelmente instáveis. Segundo a hipótese de

relacionamento apresentada, *T. bistrigus*, com distribuição desde o México ao Panamá (Tabela II), é espécie-irmã das demais espécies de *Toxomerus* com vita lateral amarela no escuto, completa [25 (1)], sendo este caráter uma sinapomorfia entre essa espécie e as que vieram a se diferenciar posteriormente no cladograma (Fig. 102). *Toxomerus rohri* assim como *T. violaceus* apresentam reversão dessa condição. Além dessa sinapomorfia, mais quatro caracteres homoplásticos sustentam ainda este relacionamento [24 (1); 32 (0); 46 (1); 59 (0)].

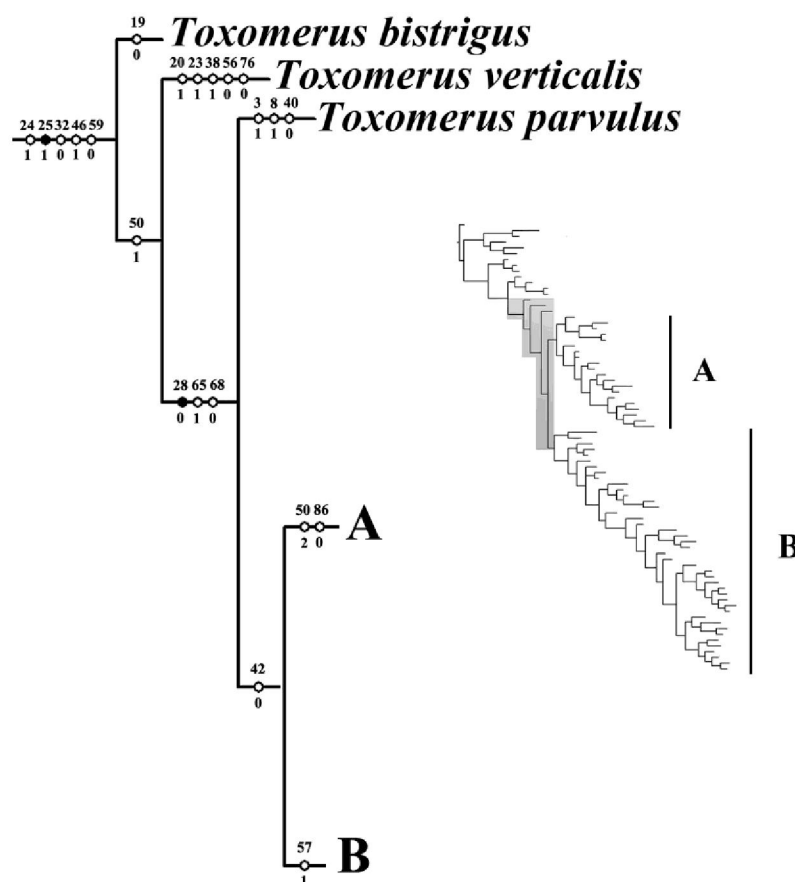


FIGURA 102. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento de *T. bistrigus*, *T. verticalis* e *T. parvulus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Clados A e B apontados no esquema ao lado. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

A posição assumida por *T. verticalis* (Fig. 102), por sua vez, é sustentada por um único caráter homoplástico (metatíbia amarela com marca (s) marrom (s) a preta (s) [50 (1)]), enquanto que *T. parvulus* teve sua posição apoiada por uma sinapomorfia [28 (0)] e duas

homoplasias: [68 (0)] e [65 (1)] (Fig. 102). A homologia compartilhada, apontada para este último relacionamento corresponde à margem escutelar de coloração, bem desenvolvida, unindo *T. parvulus* às espécies e grupos de espécies que se derivaram na sequência.

O próximo nó do cladograma deu origem aos dois maiores agrupamentos de espécies observados dentro do gênero (Fig. 102 A, B). O único caráter apoiando esse relacionamento corresponde ao antetergito de coloração amarela [42 (0)], que embora seja uma novidade evolutiva nesse momento dentro de *Toxomerus*, encontra-se também em duas espécies do grupo-externo.

Internamente ao agrupamento aqui denominado ‘A’ para fins didáticos (Fig. 103), encontram-se dois cladogramas, sustentados pelas homoplasias: metatíbia de coloração completamente ou quase marrom ou preta [50 (2)] e hipândrio proporcionalmente menor em relação ao epândrio [86 (0)]. O clado A de espécies foi apresentado pelas análises com $k = 3$, 4, 5 e 6, apesar de apresentar variação entre essas análises quanto ao relacionamento obtido para *T. boscii*. O grupo monofilético composto por essa espécie como primeira derivada, comportando-se como irmã de $((T. uranius + T. jussiaeae) + (T. geminatus + T. occidentalis))$, foi encontrado unicamente sob valores de $k = 5$ e 6. O posicionamento obtido para esse clado (Fig. 103) foi apoiado por dois estados homoplásticos dos caracteres que definem a largura do segundo tergo abdominal como sendo duas vezes ou mais o comprimento do mesmo [68 (1)] e abdome dos machos de forma oval [65 (0)].

O clado $((T. uranius + T. jussiaeae) + (T. geminatus + T. occidentalis))$ definiu-se com base em duas homoplasias e duas homologias (Fig. 103). Metafemur no macho fortemente arqueado [45 (0)] e presença de uma extensão do exoesqueleto que surge a partir do processo ventral sub-basal [47 (1)], também no metafemur do macho, foram os caracteres sinapomórficos do agrupamento. *Toxomerus jussiaeae* em um mesmo clado que $(T. geminatus + T. occidentalis)$ foi observado sob todos os valores de k , embora com agrupamentos diferenciados de espécies. Por outro lado, o relacionamento $(T. jussiaeae + T. uranius)$ foi mais instável sendo novamente observado apenas sob as análises com $k = 3, 4$. Na concavidade apresentada, são quatro homoplasias definindo esse último relacionamento [43 (0); 57 (1); 59 (2); 61 (2)] (Fig. 103). O clado $(T. geminatus + T. occidentalis)$, por sua vez, foi encontrado em todos os valores de k testados. São sete homoplasias [19 (0); 20 (1); 38 (1); 42 (1); 48 (0); 50 (1); 52 (1)] e uma homologia [71 (2)] sustentando o relacionamento (Fig. 103). Margem lateral do tergo V levemente côncava posteriormente foi observada somente nas fêmeas dessas duas espécies [71 (2)].

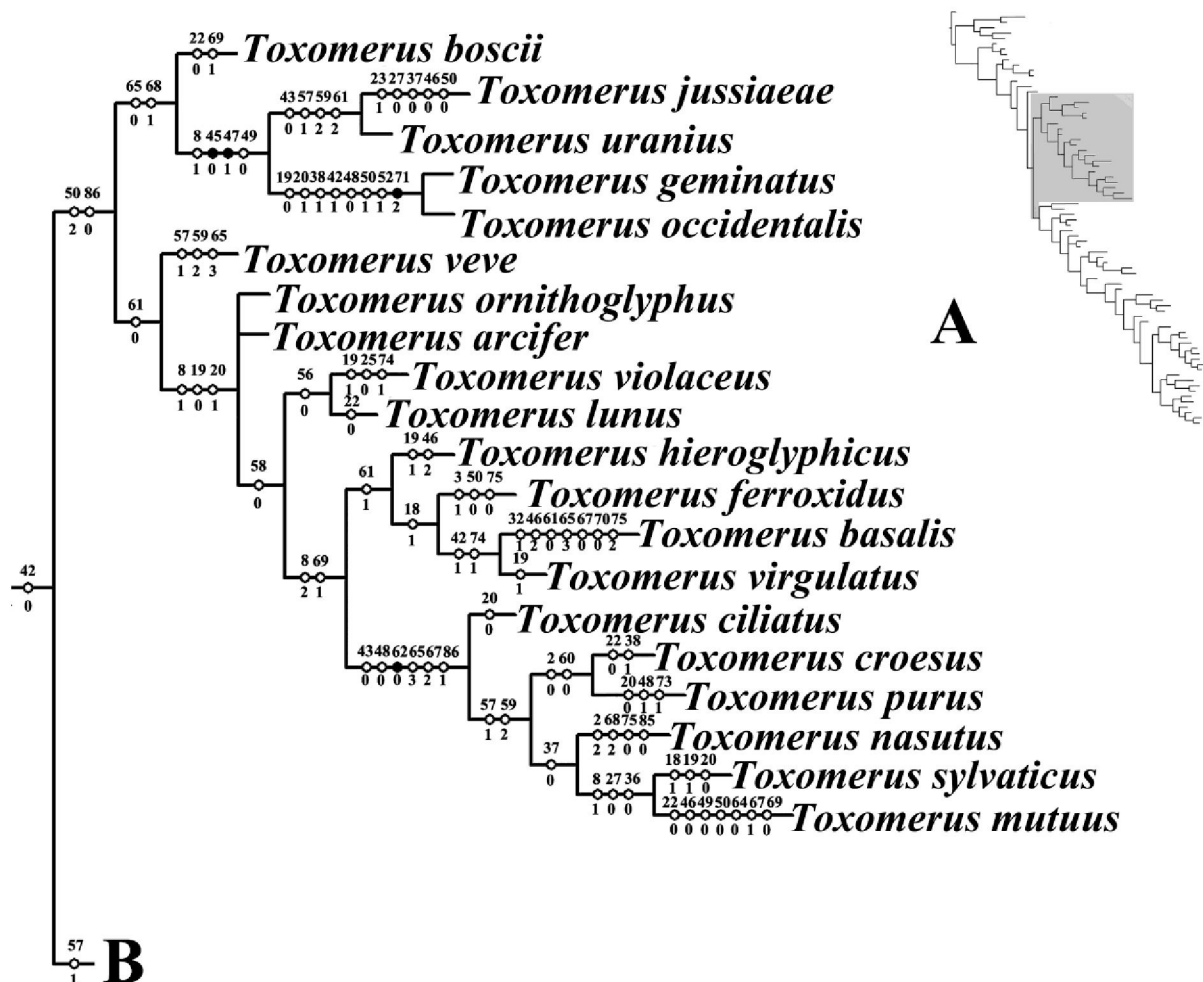


FIGURA 103. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies do clado A, didaticamente assim nomeado com o objetivo de facilitar a apresentação e discussão dos resultados. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

O outro clado do agrupamento 'A' é formado pelas espécies: *T. veve*, *T. ornithoglyphus*, *T. arcifer*, *T. violaceus*, *T. lunus*, *T. hieroglyphicus*, *T. ferroxidus*, *T. basalis*, *T. virgulatus*, *T. ciliatus*, *T. croesus*, *T. purus*, *T. nasutus*, *T. sylvaticus* e *T. mutuus*. Esse clado esteve presente nas análises com $k = 3, 4, 5$ e 6 . Álula menos larga que a célula bm basalmente foi o caráter homoplástico relacionando-as [61 (0)] (Fig. 103). Aquelas de distribuição nas ilhas do Caribe, América Central (Tabela II), foram as primeiras a se diferenciar. Começando por *T. veve*, que foi a espécie basal, seguida por *T. ornithoglyphus* e *T. arcifer*, as quais estiveram em politomia dentro do grupo, e as espécies-irmãs (*T. violaceus* + *T. lunus*) (Fig. 103). Nos valores de concavidade testados em que o agrupamento de

espécies não foi definido, *T. veve* acabou formando um clado menor com outros táxons (*T. uranius*, *T. aurulentus* e *T. multipunctatus*). A ausência de resolução envolvendo *T. ornithoglyphus* + *T. arcifer* foi igualmente estabelecida em todas as análises desenvolvidas. A relação de espécies-irmãs definida para *T. violaceus* e *T. lunus*, em contraposição, foi firmemente suportada sob todos os valores de *k*. A ausência de microtríquias na célula costal [56 (0)] sustentou esse relacionamento, apesar de não corresponder a uma novidade exclusiva dessas duas espécies (Fig. 103).

Ainda nesse grupo monofilético, os dois cladogramas mais apicais situados como grupo-irmãos foram apoiados pela ausência de microtríquias na região do triângulo vertical dos machos compreendida entre o ocelo posterior e margem posterior dos olhos [8 (2)], além do tergo II nos machos com cerdas longas predominantemente [69 (1)] (Fig. 103). O clado (*T. hieroglyphicus* (*T. ferroxidus* (*T. basalis* + *T. virgulatus*))) foi sustentado pela álula tão larga quanto a célula bm basalmente [61 (1)], que embora corresponda à uma novidade evolutiva nesse momento do cladograma, ou seja, dentro do grupo maior de espécies apresentado nesse parágrafo e no anterior, é na realidade uma reversão ao estado desse caráter observado nas espécies mais basais desse gênero. O grupo de terminais em questão foi encontrado também pelas análises desenvolvidas sob *k* = 3, 4 e 5. Para o agrupamento (*T. ciliatus* ((*T. croesus* + *T. purus*) (*T. nasutus* (*T. sylvaticus* + *T. mutuus*)))) foram definidas cinco homoplasias [43 (0); 48 (0); 65 (3); 67 (2); 86 (1)] e uma sinapomorfia [62 (0)] embasando o clado (Fig. 103). A característica única compartilhada por essas espécies foi a metade basal do lobo anal mais estreita que a metade apical. Esse agrupamento, contendo o mesmo relacionamento, foi definido em todos os valores de *k* investigados.

Com relação ao segundo grande clado de espécies, aqui denominado de B (Fig. 102, B), o caráter que o suportou foi a célula costal com microtríquias distribuídas em toda ou quase toda superfície [57 (1)] (Fig. 104). O clado B foi apresentado sob *k* = 5 e 6. Nos valores de *k* = 3 e 4 o mesmo conjunto de espécies formou um agrupamento monofilético, com a exclusão da espécie *T. rohri*. Sob *k* = 7 a 10, as espécies *T. aurulentus* e *T. multipunctatus* formaram um clado com outras espécies contidas no clado A.

Na hipótese filogenética apresentada, as primeiras espécies diferenciadas nesse grande clado foram (*T. aurulentus* + *T. multipunctatus*), situadas portanto, como grupo-irmão das demais (Fig. 104). *Toxomerus aurulentus* e *T. multipunctatus* foram espécies-irmãs em todas as análises com pesagem implícita, tendo este relacionamento apoio em quatro caracteres homoplásticos: presença de marca mediana de coloração no tubérculo facial das fêmeas [3

(1)]; vita mediana na frente das fêmeas estendendo-se desde a região anterior do triângulo ocelar até a margem ventral da inserção das antenas [6 (1)]; ausência de mácula escura distinta no tergo VIII das fêmeas [76 (0)]; ápice posterior do apódema do edeago estreito no machos [83 (1)].

O nó adjacente do cladograma sustentou todas as demais espécies (Fig. 104). As seguintes homoplasias relacionaram-nas: margem lateral do basisterno de forma reta [20 (1)]; anepímero anterior de cor laranja a amarelo [36 (0)]; plúmula longa, excedendo a margem posterior do anepímero [38 (1)]; metatíbia de coloração amarela [50 (0)].

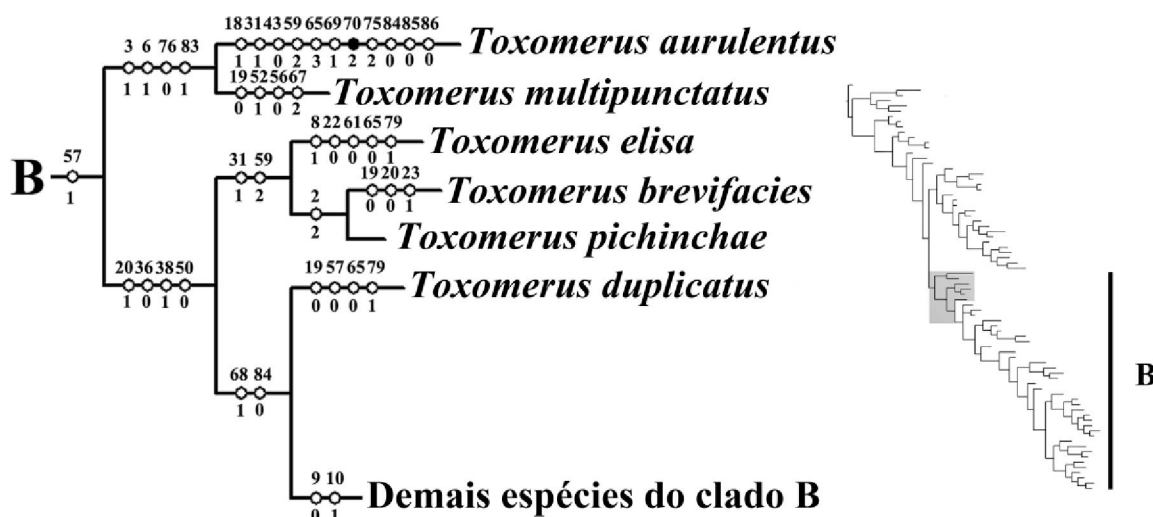


FIGURA 104. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies mais basais no denominado clado B. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

O próximo grupo monofilético formou-se com (*T. elisa* (*T. brevifacies* + *T. pichincae*)) pelo ressurgimento independente de tricosidade densamente distribuída no anepisterno anterior do macho dessas espécies [31 (1)] e pelo estado do caráter [59 (2)], que corresponde a célula *cup* completamente ou quase (completamente) microtrícica (Fig. 104). A codificação referente ao caráter 31 foi ambígua para *T. brevifacies*, uma vez que o macho dessa espécie não esteve disponível. Esse clado foi encontrado em todas as análises com pesagem.

Toxomerus duplicatus foi a espécie derivada na sequência (Fig. 104). Seu relacionamento com os táxons seguintes foi mantido por dois caracteres homoplásticos: tergo II nos machos com largura duas vezes o seu comprimento ou mais [68 (1)]; e ausência de lobo pequeno interno ao lobo superior na genitália masculina [84 (0)], que representou um novo surgimento independente desse estado de caráter, dentro do clado B, uma vez que a mesma condição já havia se determinado como uma autapomorfia em *T. aurulentus*. *Toxomerus duplicatus* só não assumiu o posicionamento apresentado sob as análises com $k = 3, 4$.

O próximo nó do cladograma suportou o grupo *T. incaicus*, *T. vertebratus* e *T. calceolatus* como irmão das demais espécies (Fig. 105). Os dois caracteres homoplásticos sustentando esse relacionamento foram: área do triângulo vertical nos machos compreendida entre o triângulo ocelar e a margem posterior dos olhos, tão longa quanto ou menor que o triângulo ocelar [9 (0)]; e olhos dicópticos ou estreitamente dessa forma [10 (1)]. As espécies (*T. vertebratus* + *T. calceolatus*) foram estavelmente suportadas em todas as análises com pesagem implícita desenvolvidas. Duas homoplasias sustentaram o clado: antetergito de coloração preta [42 (1)] e célula *cup* completamente microtrícica [59 (2)]. Embora o relacionamento entre a espécie *T. incaicus* e o clado (*T. vertebratus* + *T. calceolatus*) não tenha sido definido com essa topologia, o grupo monofilético (*T. incaicus* (*T. calceolatus* + *T. vertebratus*)) foi estabelecido com $k = 3, 4, 7, 8, 9$ e 10 .

O ponto adjacente de ramificação no cladograma determinou o agrupamento de espécies (*T. schlingeri* (*T. marginatus* (*T. crockeri* (*T. porticola* + *T. floralis*)))) em dicotomia com os terminais restantes da análise (figura 105). Essa ramificação foi suportada pelo anepímero anterior de coloração marrom a preta [36 (1)], anepímero dorsomedial também de coloração marrom a preta [37 (1)], abdome de formato oval [65 (0)] e processo dorsal no lobo superior ausente [85 (0)]. O grupo monofilético composto por *T. schlingeri*, *T. marginatus*, *T. crockeri*, *T. porticola* e *T. floralis* esteve presente em todas as análises, mostrando bom suporte ao agrupamento. Com o uso dos valores de $k = 3$ e 4 , entretanto, o clado (*T. aurulentus* + *T. multipunctatus*) juntou-se a ele. Dois surgimentos independentes dentro do clado B de terminais apóiam esse clado, sendo eles: margem posterior do esterno VIII nas fêmeas formando uma concavidade em toda ou quase toda sua extensão [75 (2)]; e ausência de mácula escura distinta no tergo VIII também das fêmeas [76 (0)].

Toxomerus rohri diferenciou-se subsequente no cladograma (Fig. 105). Cerdas curtas na tégula [64 (0)] situaram essa espécie como irmã do próximo clado, contendo *T. pulchellus* como primeiro táxon diferenciado. *Toxomerus rohri* assumiu posicionamento

totalmente diferente sob diferentes parâmetros de análise. Com $k = 3$ e 4 ela esteve entre as espécies basais do gênero.

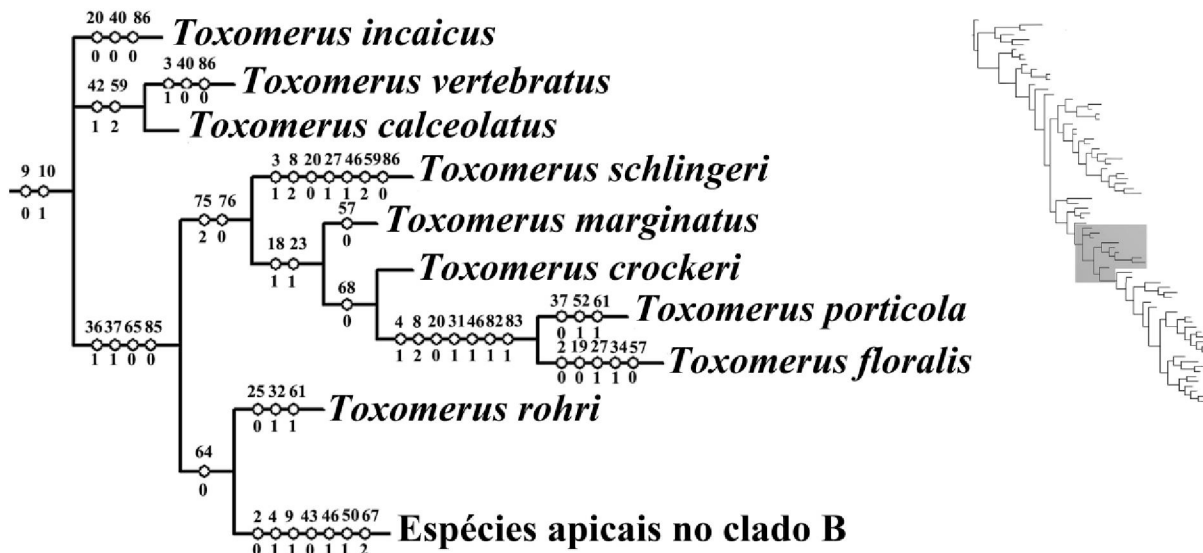


FIGURA 105. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento de *T. incaicus*, *T. vertebratus*, *T. calceolatus*, *T. rohri* e espécies do chamado grupo *floralis* de espécies. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

O clado seguinte teve sete homoplasias sustentando-o (Fig. 106): tubérculo 1/3 o comprimento do olho [2 (0)]; fronte nas fêmeas levemente projetada ventralmente [4 (1)]; região do triângulo vertical nos machos, compreendida entre o triângulo ocelar e a margem posterior dos olhos, mais longa que o triângulo ocelar [9 (1)]; fileira de cerdas ventrais em formato espinhoso no mesobasotarsomero completamente amarelas [43 (0)]; metafemur amarelo apresentando marcas de coloração preta [46 (1)]; metatíbia amarela apresentando marcas de coloração marrom à preta [50 (1)]; tergo I lateralmente amarelo com a margem posterior preta [67 (2)]. Após *T. pulchellus*, *T. pictus* derivou como espécie basal no clado suportado por olhos holópticos [10 (0)], margem formada por coloração presente no escutelo [27 (1)], presença de lobo interno no lobo superior da genitália masculina [84 (1)] (Fig. 106).

Toxomerus pulchellus formou um clado com *T. pictus*, *T. apegensis*, *T. musicus*, *T. lacrymosus* e *T. polygraphicus* sob $k = 3$ e 4, apesar de nos outros valores de concavidade a

mesma posição aqui encontrada ter sido estabelecida. Quanto à *T. pictus* a posição definida nesta hipótese filogenética foi encontrada apenas nas análises com $k = 5$ e 6.

Toxomerus apeiensis, *T. musicus*, *T. polygraphicus* e *T. lacrymosus* formaram um clado (Fig. 106). A proximidade filogenética entre esses terminais foi estabelecida em todas as análises de sensibilidade realizadas, e a presença de duas máculas escuras distintas foi observada unicamente no terço VIII dessas quatro espécies [77 (1)]. Além desta sinapomorfia sustentando o clado, mais três caracteres homoplásticos também o fizeram [18 (1); 22 (0); 85 (1)]. O grupo monofilético formado por essas espécies como grupo-irmão das demais espécies apicais teve base em duas homoplasias (Fig. 106), as quais foram: abdome com lados paralelos [65 (1)] e terço II nos machos com largura menos que duas vezes o seu comprimento [68 (0)].

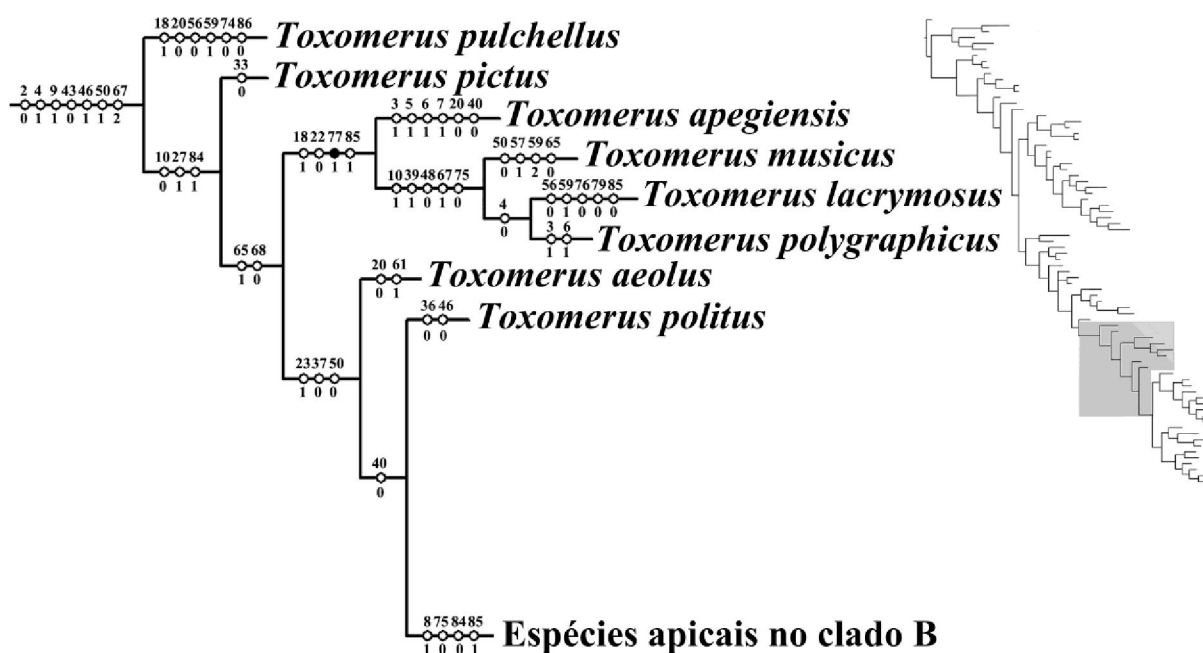


FIGURA 106. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Relacionamento das espécies *T. pulchellus*, *T. pictus*, *T. apeiensis*, *T. musicus*, *T. lacrymosus*, *T. polygraphicus*, *T. aeolus* e *T. politus*. A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

Logo após (*T. apeiensis* (*T. musicus* (*T. lacrymosus* + *T. polygraphicus*))), as espécies *T. aeolus* e *T. politus* derivaram uma após a outra (Fig. 106). Três estados

apomórficos por surgimento independente relacionaram *T. aeolus* com *T. politus* e demais espécies. Presença de mácula supracoxal no proepímero [23 (1)], dorsomedial anepímero de coloração laranja à amarela [37 (0)] e metatíbia de coloração amarela [50 (0)], deram suporte a esse relacionamento.

Toxomerus politus, que difere morfologicamente de *T. aeolus* principalmente por caracteres de genitália, diferenciou-se na sequência juntamente com dois últimos clados apicais pelo aparecimento da coloração amarela no metasterno [40 (0)] (Fig. 106).

Finalmente os dois últimos clados situados apicalmente no agrupamento B, compreenderam terminais correspondentes ao grupo “*duplicatus*” (primeiramente assim denominado por Curran 1930, tratando daquelas espécies com padrão abdominal similar ao de *T. duplicatus*) em um deles (Fig. 107), e os terminais referentes aos “*Toxomerus* de grande porte” (Metz & Thompson 2001), com a inclusão de *T. mosaicus* e exclusão de *T. politus*, em outro (Fig. 108). Esses dois clados estiveram como irmãos (Fig. 99), tendo esse relacionamento sido definido por ausência de microtríquias na metade anterior da área, do triângulo vertical dos machos, compreendida entre o ocelo posterior e a margem posterior dos olhos [8 (1)]; margem posterior do esterno VIII nas fêmeas com forma plana [75 (0)]; lobo interno ausente no lobo superior da genitália masculina [84 (0)]; e lobo dorsal, por sua vez, presente no lobo superior [85 (1)] (Fig. 107).

O clado (*T. centaureus* ((*T. papaveroi* + *T. steatogaster*) (*T. idalius* ((*T. minutus* + *T. taenius*) (*T. productus* (*T. difficilis* + *T. watsoni*)))))) foi apoiado pelo estado homoplástico: processo triangular esclerotizado do apódema surstilar nos machos, cerca da metade do comprimento do surstilus [79 (1)] (Fig. 107). Esse grupo monofilético foi estabelecido nas análises usando $k = 5$ a 10, sendo *T. centaureus* a espécie instável. Sob $k = 3$ e 4 esse terminal agrupou-se com aquelas de “grande porte”. Com a exclusão de *T. centaureus* desse clado, o agrupamento formado foi encontrado sob todas as análises de sensibilidade realizadas, conferindo-lhe forte credibilidade.

O relacionamento filogenético ((*T. papaveroi* + *T. steatogaster*) (*T. idalius* ((*T. minutus* + *T. taenius*) (*T. productus* (*T. difficilis* + *T. watsoni*)))))) foi estabelecido por quatro caracteres: margem formada por coloração do escutelo, ausente [27 (0)]; anepímero anterior laranja a amarelo [36 (0)]; abdome em formato oval [65 (0)]; e tergo II nos machos com largura duas vezes o comprimento ou mais [68 (1)] (Fig. 107). *Toxomerus papaveroi* foi espécie-irmã de *T. steatogaster* em todos os valores de concavidade testados. Da mesma

forma (*T. taenius* + *T. minutus*) e o clado formado por *T. productus*, *T. difficilis* e *T. watsoni* foram estabelecidos sob todos os *k* analisados.

Célula costal sem microtríquias ou quase [56 (0)] e lobo superior sem processo dorsal [85 (0)] foram os dois caracteres homoplásticos sustentando (*T. papaveroi* + *T. steatogaster*) (Fig. 107). O relacionamento entre *T. taenius* e *T. minutus* deu-se com base no metafemur de coloração amarela nessas duas espécies [46 (0)] (Fig. 107). Para *T. productus*, *T. difficilis* e *T. watsoni*, metatíbia amarela com marcação marrom a preta [50 (1)] foi o caráter de suporte do agrupamento (Fig. 107), sendo que *T. watsoni* teve codificação ambígua para esse caráter, uma vez que a espécie é polimórfica para o mesmo.

As espécies-irmãs (*T. difficilis* + *T. watsoni*) foram assim definidas sob *k* = 5 a 10. Projeção lateral do basisteno estendendo-se até o furcasterno foi o caráter relacionando-as [19 (0)] (Fig. 107).

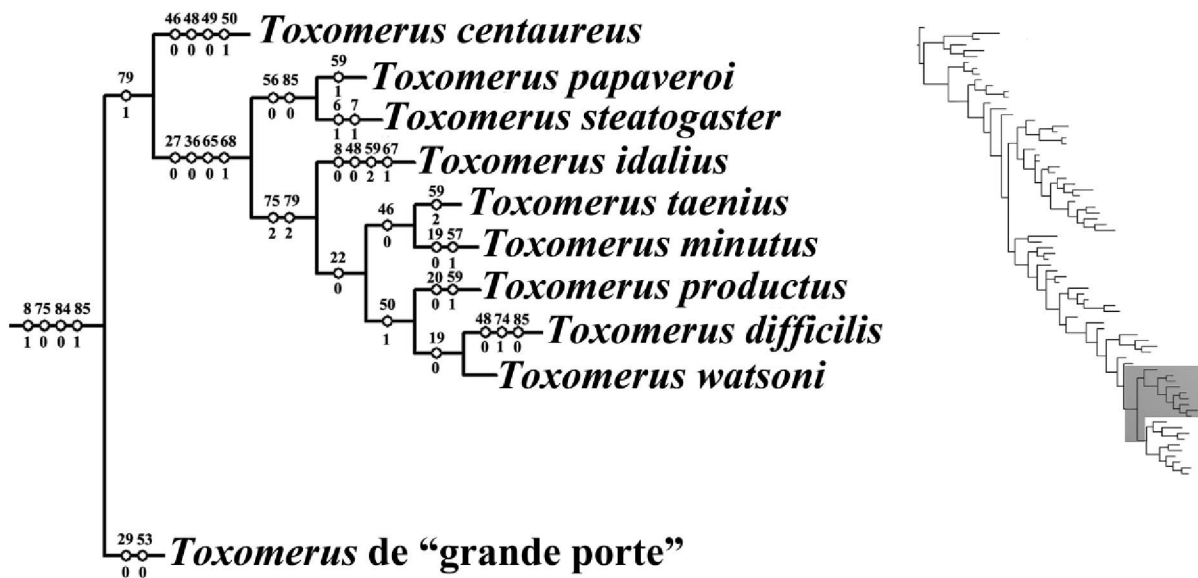


FIGURA 107. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com *k* = 6. Clado formado por espécies do grupo *duplicatus* (Curran 1930). A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

O clado englobando as espécies de *Toxomerus* de “grande porte” apresentou uma ramificação na base dando origem a dois grupos-irmãos: (*T. norma* (*T. insignis* (*T. mosacius* + *T. undecimpunctatus*))) e ((*T. tibicen* + *T. procrastinatus*) (*T. saphiridiceps* (*T. intermedius*

(*T. aquilinus* + *T. teliger*)))) (Fig. 108). Esse relacionamento teve apoio nas cerdas curtas da superfície central do escutelo da maioria dessas espécies [29 (0)], assim como na veia R_{4+5} levemente sinuosa observada apenas nessas espécies dentro de *Toxomerus* [53 (0)], mas também em *S. (Eosalpingogaster) cochenillivora*.

O relacionamento (*T. norma* (*T. insignis* (*T. mosaicus* + *T. undecimpunctatus*))) só não foi definido pelos valores de $k = 9$ e 10 . O metasterno de coloração marrom a preto foi o caráter homoplástico [40 (1)] agrupando essas espécies (Fig. 108), sendo *T. norma* e *T. insignis* os táxons instáveis. Nesse sentido (*T. undecimpunctatus* + *T. mosaicus*) foi conservado sob todas as análises, com cinco estados unindo as duas espécies (Fig. 108): área do triângulo vertical nos machos, entre o ocelo posterior e a margem posterior dos olhos, completamente microtrícica [8 (0)]; cerdas longas e curtas na superfície central do escutelo [29 (2)]; anepisterno anterior densamente trícico [31 (1)]; metafemur amarelo [46 (0)]; e presença de lobo interno no lobo superior dos machos [84 (1)].

Toxomerus insignis como espécie-irmã de (*T. mosaicus* + *T. undecimpunctatus*) foi estavelmente observado pelos valores de $k = 3$ a 8 . Houve uma homoplasia [10 (1)] e uma sinapomorfia suportando o relacionamento dessas três espécies, sendo a presença de cerdas longas nos surstilus do macho, o caráter exclusivo das mesmas [80 (1)] (Fig. 108).

O outro clado de espécies dos *Toxomerus* de “grande porte” foi sustentado por quatro homoplasias, tendo sido formado em todas as análises desenvolvidas (Fig. 108). Fronte nas fêmeas levemente dilatada ventralmente [5 (1)]; cerdas ventrais no metafemur dos machos com comprimento tão longo quanto ou menor em relação às cerdas dorsais nessa estrutura [49 (0)]; metatíbia totalmente ou quase marrom a preta [50 (2)]; e tergo II nos machos com cerdas predominantemente curtas [69 (2)] foram os quatro caracteres definindo esse agrupamento.

As espécies-irmãs (*T. procrastinatus* + *T. tibicen*) foi o primeiro clado diferenciado nesse grupo monofilético (Fig. 108). Esse mesmo relacionamento entre ambas foi encontrado pelas análises usando $k = 3$ a 8 . Com $k = 9$ e 10 essas espécies ainda se agruparam com os mesmos terminais, porém não como espécies-irmãs. Seu relacionamento aqui definido teve apoio na presença de cerdas curtas e longas na superfície central do escutelo [29 (2)] e também na presença de lobo interno no lobo superior dos machos [84 (1)] (Fig. 108).

O clado-irmão de (*T. procrastinatus* + *T. tibicen*) foi (*T. saphiridiceps* (*T. intermedius* (*T. aquilinus* + *T. teliger*))). Presença de marca mediana de coloração no tubérculo das fêmeas [3 (1)] foi o caráter que embasou esse último clado (Fig. 108). A proximidade entre *T.*

saphiridiceps, *T. intermedius*, *T. aquilinus* e *T. teliger* foi definido sob todas as análises desenvolvidas, com a inclusão de *T. insignis* sob $k = 9$ e 10. O clado (*T. intermedius* (*T. aquilinus* + *T. teliger*)) definiu-se pela vita mediana na fronte das fêmeas estendendo-se desde a região anterior do triângulo ocelar à margem ventral da inserção das antenas [6 (1)] (Fig. 108).

Por fim, as espécies-irmãs *T. aquilinus* e *T. teliger* relacionaram-se pela ausência de microtricosidade na célula costal [56 (0)] e célula *cup* com microtríquias apenas no ápice [59 (1)] (Fig. 108). Esse relacionamento só não foi observado sob $k = 9$ e 10.

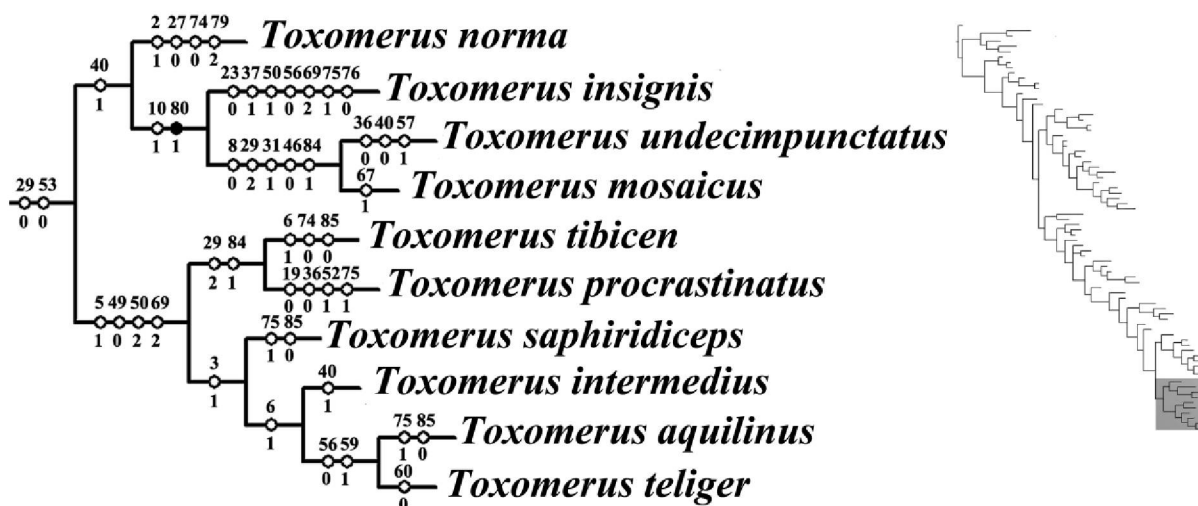


FIGURA 108. Parte do cladograma sob pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$. Clado formado por espécies dos *Toxomerus* “de grande porte” (Metz & Thompson 2001). A marca cinza no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas e círculos vazados representam transformações múltiplas.

As espécies usadas como grupo-externo, por sua vez, estiveram sempre juntas formando um clado situado como grupo-irmão de *Toxomerus*, igualmente em todas as análises desenvolvidas. O relacionamento interno entre elas foi sempre o mesmo (Fig. 100), ressalvo a análise usando $k = 10$, em que o posicionamento da espécie *O. fascipennis* foi alterado. O agrupamento das mesmas foi sustentado por três homoplasias e quatro sinapomorfias, as quais foram (no caso dos surgimentos únicos): face não projetada anteriormente [1 (1)]; presença de manchas escuras nas asas [51 (1)]; abdome peciolado [65 (2)] e ausência de sulco premarginal [66 (0)]. Dois clados internos foram formados na base do agrupamento (Fig. 100). Um deles correspondeu às espécies-irmãs *S. nigra* e *S.*

(*Eosalpingogaster*) *cochenillivora*, que teve apoio em três caracteres exclusivos: ponte pós-metacoxal completa [41 (0)]; fileiras ventrais de cerdas espinhosas, no mesobasotarsomero das fêmeas, dispostas centralmente [44 (0)]; e cercos deslocados anteriormente no epândrio [87 (1)] (Fig. 100). A ponte pós-metacoxal completa, característica dessas duas espécies, constitui uma condição presente raramente entre sirfíneos. O outro clado (*O. fascipennis* (*O. fascipennis* + *O. dimidiatus*)) formou-se pela presença de um colar anterior de cerdas distintas no escuto, característico dessas espécies [26 (1)]. O agrupamento de *O. fascipennis* e *O. dimidiatus* baseou-se em três homoplasias [4 (0); 16 (0); 22 (0)] e uma sinapomorfia, sendo ela a posição ventral do basisterno [17 (1)] (Fig. 100).

Sob $k = 10$, *O. fascipennis* situou-se como espécie-irmã de (*S. nigra* + *S. (Eosalpingogaster) cochenillivora*).

TABELA V. Número (Nº) de árvores, *fit* da árvore obtida, comprimentos e índices de consistência (I.C.) e retenção (I.R.) para cada um dos esquemas de pesagem testados.

Índices	Pesagem Implícita							
	$k=3$	$k=4$	$k=5$	$k=6$	$k=7$	$k=8$	$k=9$	$k=10$
Nº de árvores	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Fit</i> da árvore	39.3153	35.6264	32.6378	30.1724	28.0783	26.2787	24.6982	23.3037
Comprimento	573	573	566	566	561	561	554	552
I.C.	19	19	19	19	19	19	19	19
I.R.	62	62	63	63	63	63	64	64

Os índices de consistência e retenção de cada caráter demonstram sua performance no cladograma obtido. Na Tabela VI se encontram descritos os valores alcançados para cada caráter, através da análise usando pesagem implícita dos caracteres com $k = 6$, hipótese filogenética apresentada.

TABELA VI. Índices de consistência e retenção de cada caráter, indicados pela sua respectiva numeração (1-87). Os valores mostrados encontram-se em porcentagem. ‘-’ representa caracteres não informativos na filogenia.

Caráter	IC	IR	Caráter	IC	IR	Caráter	IC	IR
1	100	100	30	-	-	59	9	47
2	18	73	31	14	50	60	25	25
3	7	42	32	28	54	61	18	73
4	25	80	33	33	0	62	100	100
5	40	62	34	25	50	63	50	87
6	10	43	35	50	50	64	25	90
7	25	62	36	14	68	65	17	58
8	11	60	37	9	64	66	100	100
9	11	52	38	16	80	67	16	72
10	11	50	39	50	92	68	20	70
11	-	-	40	8	52	69	27	65
12	100	100	41	100	100	70	50	75
13	100	100	42	20	77	71	100	100
14	33	0	43	25	81	72	50	50
15	-	-	44	100	100	73	33	50
16	50	50	45	100	100	74	6	44
17	100	100	46	11	46	75	15	62
18	7	50	47	100	100	76	16	70
19	5	40	48	10	40	77	100	100
20	4	41	49	16	64	78	100	100
21	33	0	50	16	67	79	13	43
22	11	50	51	100	100	80	100	100
23	16	80	52	9	28	81	-	-
24	33	77	53	66	90	82	50	75
25	33	50	54	50	75	83	20	55
26	100	100	55	50	0	84	11	76
27	6	48	56	12	30	85	8	59
28	100	100	57	7	59	86	11	55
29	50	80	58	50	93	87	100	100

DISCUSSÃO

HIPÓTESE FILOGENÉTICA PARA DISCUSSÃO DOS RESULTADOS

O cladograma resultante da pesagem implícita dos caracteres, sob $k = 5$ e 6 , foi apresentado como topologia escolhida para discussão dos relacionamentos obtidos (Fig. 99). Quanto à opção pela pesagem dos caracteres, a base da escolha encontra-se já bem descrita e comentada anteriormente, sendo o objetivo desta estratégia, o refinamento da análise de parcimônia na busca de classificações que melhor expliquem caracteres com um melhor ajuste à hipótese cladística, em detrimento daqueles mais homoplásticos (Goloboff 1993, 1995). Estudos filogenéticos utilizando dados morfológicos em Syrphidae (Hippa & Stahs 2005; Morales 2011) têm demonstrado que os táxons desta família são fortemente influenciados por homoplasias em sua trajetória evolutiva, o que reforça a importância da pesagem dos caracteres usados nesta análise, contra homoplasias geradoras de conflito.

Quanto à seleção do valor de concavidade apropriado (k), em geral decide-se por um critério/estratégia, que por sua vez, é usado para escolha entre árvores mais parcimoniosas obtidas sob os diferentes parâmetros (Bond & Opel 2002; Prendini 2003a, b; Ramirez 2003; Nihei & Carvalho 2007; Mirande 2009; Prendini *et al.* 2010).

Prendini (2003a, b) e Prendini *et al.* (2010) realizando análise cladística de escorpiões, indicaram a árvore ótima de sua análise submetida à diferentes regimes de pesagem, como aquela que maximizou o valor de *fit* e minimizou o comprimento do cladograma. No entanto, nem o valor de *fit*, nem o comprimento da árvore são medidas comparáveis sob distintos valores de concavidade.

Uma breve revisão de trabalhos recentes usando diferentes valores de k ilustra essa situação (Prendini 2003a, b; Nihei & Carvalho 2004, 2007; Prendini *et al.* 2010; Morales 2011). De acordo com esses trabalhos parece existir uma tendência relacionando valores de *fit* com os diferentes parâmetros invocados pelas distintas análises de pesagem implícita. Em alguns destes estudos o valor de *fit* aumenta de forma diretamente proporcional ao k (Prendini 2003b; Nihei & Carvalho 2004; Prendini *et al.* 2010; Morales 2011), enquanto que o resultado aqui encontrado (Tabela V) assim como no trabalho revisado de Nihei & Carvalho (2007), a tendência observada é contrária. Neste estudo da mesma forma que no último citado, os dois valores em questão foram inversamente proporcionais a partir da concavidade 3. Com isso, uma relação entre os parâmetros da análise e os valores de *fit* resultantes parece ser clara,

apesar de a definição de um padrão nesse sentido ser difícil, uma vez que o mesmo mostra-se variável em diferentes estudos. Adicionalmente, são escassos os trabalhos que expressam a totalidade dos resultados obtidos a partir dos diferentes valores de k investigados, dificultando essa definição. Dessa forma, entende-se como sendo complicada qualquer recomendação sobre o uso de um determinado valor de concavidade com base nos valores de *fit* por ele implicado.

No caso do comprimento de árvore, a busca por valores de k que forneçam hipóteses com menor número de passos é igualmente frágil. Goloboff (1993), quando da sua proposição original de pesagem implícita de caracteres, já havia deixado claro ser inerente aos esquemas de pesagem baseados em homoplasias, uma função côncava de ajuste (*fit*) dos caracteres na árvore e do comprimento da árvore implicada. A análise com pesagem igual, por outro lado, ao assumir uma função linear, faz com que não seja esperado que um cladograma baseado em uma função não linear do ajuste e número de passos dos caracteres, possa ser tão parcimonioso quanto uma árvore gerada por uma função linear dessas variáveis (Goloboff 1995).

Em sua argumentação de defesa a favor da pesagem de caracteres, Goloboff (1995), invoca Farris (1983) objetivando discutir o real significado de ‘parcimonia’, amplamente aceito perante a comunidade sistemática, e chama atenção para compreensão de que o cladograma mais parcimonioso corresponde à hipótese com melhor poder explanatório, dado os parâmetros de otimização invocados pela análise. Assim, a árvore mais parcimoniosa sob um determinado esquema de pesagem, o é de acordo com os pesos que os caracteres recebem através deste esquema (Farris 1983; Goloboff 1995). Sob a visão dos diferentes valores de k , isso poderia representar o mesmo que dizer que um determinado cladograma resultante a partir de um determinado valor de concavidade é a hipótese mais parcimoniosa dado esse esquema de análise. Isso faz com que o número de passos não seja comparável entre diferentes valores de k assim como entre análises com pesagem diferencial e igual de caracteres.

A partir do exposto, valores de *fit* e comprimento do cladograma não foram usados como critérios de seleção da hipótese filogenética.

Uma outra forma de se optar entre diferentes valores de k poderia ainda ser feita com base na resolução do cladograma obtido, ou mesmo, através do número de cladogramas mais parcimoniosos resultantes. Nesse sentido a hipótese filogenética escolhida, resultante de uma determinada concavidade, corresponderia aquela sem conflito de relacionamentos ou mesmo

com menor número de conflitos. O uso deste critério na presente análise seria, contudo, irrelevante, tendo em vista que todos os valores de k testados resultaram em uma única árvore, que apesar de variáveis quanto alguns relacionamentos, apresentaram-se igualmente resolvidas (Tabela V).

Assim sendo, uma vez que um critério específico mais apropriado para se optar entre um valor ou outro de k , não existe (Goloboff *et al.* 2008b), a decisão aqui tomada deu-se com base na topologia resultante que gerou relacionamentos mais prováveis. Os cladogramas determinados sob os diferentes valores de concavidade foram comparados, e optou-se por discutir aquele com os relacionamentos considerados como a melhor resposta para as espécies estudadas. Foram consideradas para essa decisão a distribuição dos organismos e ainda a proximidade morfológica dos táxons estudados. Como já expressado, a topologia apresentada foi a dos $k = 5$ e 6 . A opção entre esses valores tem sido corroborada em diversos estudos desenvolvidos, inclusive dentro de Syrphidae (Ramirez 2003; Prendini 2003a,b; Prendini *et al.* 2010; Morales 2011), apesar de baseada em outros critérios.

HIPÓTESE FILOGENÉTICA

‘O Clado *Toxomerus* e Grupos-Externos’

A monofilia de *Toxomerus* apresentou-se consideravelmente robusta, demonstrando bom suporte de Bremer relativo (Fig. 99). A origem natural dessas espécies aparece bem apoiada não apenas no presente estudo, mas também em análises recentemente desenvolvidas com as tribos da subfamília a que *Toxomerus* pertence, além do estudo que visou endereçar o relacionamento filogenético entre as espécies desse gênero e *Ocyptamus* (Mengual *et al.* 2008, 2011), ambos utilizando caracteres moleculares. A presença de processo pós-anal esclerotizado entre os surstilos, surgindo a partir do apódema surstilar [78 (1)] na genitália masculina das espécies de *Toxomerus*, estabelecida como sinapomorfia para o gênero, corrobora as observações já feitas por Vockeroth (1969), onde este autor afirma ser a ausência dessa estrutura nas espécies analisadas das outras tribos de Syrphinae, um indicativo de ancestralidade única para as espécies de *Toxomerus*. A partir da observação desse caráter é que o gênero em questão foi elevado ao ‘status’ de tribo monotípica, classificação que permanece até os dias atuais (Vockeroth 1969).

Por outro lado, apesar da origem monofilética de *Toxomerus* estar sustentada através de morfologia em complementação aos resultados moleculares, o posicionamento do clado dessas espécies nos estudos de Mengual *et al.* (2008, 2011), veio à colocar em questão a classificação tribal atribuída ao grupo. *Toxomerus* se mostrou como um clado interno à um clado maior composto por *Ocyptamus* e *Salpingogaster* (*Eosalpingogaster*). Nesse sentido, uma inclusão desses dois táxons em *Ocyptamus*, e conseqüentemente de *Toxomerus* na tribo Syrphini, dependente ainda de mais estudos, tem sido indicada como possível (Mengual *et al.* 2008, 2011). A similaridade morfológica entre Toxomerini e Syrphini foi sempre evidente perante os estudiosos do grupo (Vockeroth 1969), e Shatalkin (1975a) já havia sugerido o próximo relacionamento entre os gêneros *Toxomerus* e *Ocyptamus*.

Com a topologia obtida, entretanto, não foi possível fazer inferências relacionadas à qual dos gêneros analisados como grupo-externo, ou mesmo espécie, esteja mais próximo filogeneticamente de *Toxomerus*. Uma vez que o objetivo mais geral desta análise foi a obtenção de uma hipótese filogenética de *Toxomerus*, é importante destacar que a abrangência de espécies estudadas limita a obtenção de informações relacionadas ao posicionamento do gênero enfocado, em termos de sua classificação dentro da subfamília Syrphinae, assim como torna inferências com relação ao seu ‘status’ quanto à *Ocyptamus*, inconclusivas. Um estudo morfológico futuro incluindo mais terminais de Syrphini e de outras tribos de Syrphinae são importantes para que as conclusões a que se refere esse parágrafo possam ser de fato obtidas.

‘Clados e Relacionamentos Internos à *Toxomerus*’

A subdivisão de *Toxomerus* em ‘clusters’ de espécies ou mesmo sub-gêneros tem sido algo difícil. Historicamente, consagrados taxonomistas têm tentado preencher essa lacuna sem que valiosos caracteres possam ser atribuídos à grupos menores dentro do gênero (Hull 1943a; Vockeroth 1969; Thompson 1981). Embora Hull (1943a) tenha apontado um esquema baseado em evolução do padrão de máculas abdominais para potencialmente reconhecer grupos de espécies, e Thompson (1981) tenha indicado similitudes morfológicas sugestivas de agrupamentos dentro de *Toxomerus*, a ausência de classificação subgenérica permanece. Vockeroth (1969), no momento de proposição de Toxomerini como tribo monotípica, chegou a afirmar que a sua divisão em subgrupos, como observado em outros gêneros de Syrphidae, não seria possível. Mais recentemente, Metz & Thompson (2001) dividiram o gênero fenotipicamente pelo tamanho do corpo, para revisar as espécies com mais de 9 mm de

comprimento, e Borges & Couri (2009) revisaram 36 espécies com distribuição brasileira sem que nenhuma divisão intragenérica tenha sido estabelecida.

Seguindo a tradição taxonômica para o táxon analisado, decidiu-se por não se propor classificação subgenérica, embora clados indicativos de relacionamento filogenético entre suas espécies tenham permitido o reconhecimento de grupos naturais dentro do gênero com bom suporte de Bremer relativo (Fig 99). Muitos dos relacionamentos observados foram previamente sugeridos por estudos taxonômicos dessas espécies. Além de congruência entre a topologia apresentada e a filogenia molecular envolvendo 36 espécies de *Toxomerus* também ter sido observada (Mengual *et al.* 2011).

No grupo monofilético definido por (*T. laenas* (*T. anthrax* + *T. dispar*)) (Fig. 101) *T. dispar* e *T. anthrax* também estiveram relacionadas pela análise molecular (Mengual *et al.* 2011), apesar de não como espécies-irmãs, como aqui demonstrado. *Toxomerus laenas*, não incluída na filogenia molecular deste gênero, é aqui indicada pela primeira vez como espécie relacionada às outras duas. *Toxomerus dispar* como uma espécie deste gênero com grande variabilidade quanto ao padrão abdominal, devido à existência de exemplares com tendência ao escurecimento do mesmo (Thompson 1981), apresentou espécimes diferenciados de *T. laenas* unicamente através de genitália.

O próximo clado derivado (*T. funestus* (*T. ovatus* (*T. flaviphurus* + *T. costalis*))) (Fig. 101), teve *T. flaviphurus* como espécie-irmã de *T. dispar* na filogenia molecular em um mesmo clado formado ainda por *T. anthrax* (Mengual *et al.* 2011). Com a não inclusão de *T. funestus* e *T. ovatus* nesta última, o agrupamento de *T. flaviphurus* junto à *T. dispar* e *T. anthrax* era esperado. A definição de *T. costalis* como espécie-irmã de *flaviphurus*, sustentada por seis caracteres morfológicos e nenhuma autapomorfia em ambas, corrobora a sinonimização recente das duas (Reemer 2010). O compartilhamento de mácula dorsal ausente no catepisterno dessas espécies [35 (0)], caráter até então particularidade de *T. flaviphurus*, e genitálias idênticas, confirmam as duas espécies descritas no passado, como sendo um mesmo táxon. O posicionamento de *T. ovatus* descrito do Panamá, relacionado à *T. flaviphurus*, também corresponde ao esperado. Hull (1942c) já havia destacado durante a descrição da espécie, a similaridade morfológica entre as duas, observada principalmente quanto ao padrão e forma abdominal. Para *T. funestus*, o relacionamento com essas espécies é aqui indicado pela primeira vez.

Os terminais compondo esses dois primeiros clados (Fig. 101) correspondem em geral, à espécies com padrão abdominal tendendo ao mais escuro, sugerindo que os padrões mais complexos formados por vitas e fascias amarelas e escuras, característico de espécies subseqüentes, derivaram a partir de ancestrais que inicialmente possuíam abdome totalmente escuro. Esse padrão evolutivo foi previamente indicado por Hull (1943a), sem o uso de um estudo cladístico, onde este pesquisador concluiu serem as formas com padrão abdominal escuro que ao longo do tempo sofreram redução da área pigmentada, e não o processo contrário de extensão da área escura.

Com relação as próximas espécies diferenciadas (Fig. 102), na análise molecular, *T. bistrigus* esteve mais próximo à *T. virgulatus* e *T. geminatus* em um clado menor de espécies. *Toxomerus verticalis* e *T. parvulus* não foram analisadas em Mengual *et al.* (2011). Estudos com essas últimas não foram desenvolvidos até o momento, à exceção de suas descrições originais e sinonimização de alguns nomes sob *T. verticalis* em Thompson (1981).

Os clados A e B de espécies (Fig. 102) correspondem às duas maiores radiações observadas em *Toxomerus*. No clado A, o agrupamento (*T. boscii* ((*T. jussiaeae* + *T. uranius*) (*T. geminatus* + *T. occidentalis*))) teve unicamente *T. geminatus* testada sob a análise filogenética molecular (Mengual *et al.* 2011). Nesta última hipótese, o posicionamento desta espécie em um clado-irmão do clado contendo *T. virgulatus*, foi corroborado pela análise morfológica desta tese no clado A (Fig. 103). Essas duas espécies, dessa mesma forma, estiveram aqui situadas em clados distintos e irmãos, apesar de serem esses formados por espécies variadas quanto à filogenia molecular, possivelmente pelo número maior de terminais da presente análise.

Quando *Toxomerus* era considerado um gênero a parte das demais espécies contidas em *Mesogramma* e *Mesograptus*, *T. geminatus*, *T. occidentalis* e *T. jussiaeae*, de distribuição neártica, eram as espécies que o representavam (Wirth *et al.* 1965), tendo como caracteres de identificação, machos apresentando metafemur robusto e em formato arqueado com processo ventral sub-basal, além de metatíbia também arqueada. Interessantemente essas três espécies mostraram-se relacionadas pela presente análise justamente através das sinapomorfias definidas pelo metafemur dos machos fortemente arqueado e pela presença de extensão do exoesqueleto surgindo a partir do processo ventral sub-basal no metafemur também dos machos [45 (0); 47 (1), respectivamente] (Fig. 103). Situação que portanto, indica um grupo natural distinto em *Toxomerus*, com a inclusão de *T. uranius*. É importante destacar, no entanto, que machos de *uranius* não estiveram disponíveis para codificação dos caracteres em

questão, fazendo com que as sinapomorfias citadas tenham se definido de forma ambígua para essa espécie. Assim, uma re-análise futura desta matriz de dados faz-se necessária com a inclusão do macho dessa espécie para que esse grupo natural possa definitivamente ser assumido como distinto em *Toxomerus*.

As espécies-irmãs (*T. geminatus* + *T. occidentalis*) (Fig. 103) distinguem-se basicamente pelo padrão de distribuição, sendo a primeira encontrada à leste dos EUA e Canadá, enquanto a outra tem distribuição à oeste destes mesmos locais. Essas duas espécies são bastante semelhantes, chegando a no passado serem cogitadas como apenas variedades uma da outra (Vockeroth 1992). Foi observada unicamente diferença no tamanho da extensão do exoesqueleto existente no metafemur dos machos destas duas espécies. As fêmeas seriam indistinguíveis não fossem os dados de distribuição. Mesmo assim, Vockeroth (1992) preferiu manter o status específico de ambas baseando-se na não sobreposição de distribuição e pronta distinção entre os machos através do caráter comentado anteriormente. Nesse caso, entretanto, fica clara a importância de um estudo filogeográfico envolvendo populações das duas espécies, objetivando investigar o isolamento reprodutivo das mesmas. A partir disso, decisões mais robustas poderão ser tomadas quanto ao seu ‘status’ específico. *Toxomerus geminatus* e *T. occidentalis* podem apenas ser considerados táxons independentes em caso de espécies crípticas.

A proximidade de *Toxomerus boscii* com essas últimas espécies foi reportada pela primeira vez na literatura. Sua distribuição caracteristicamente neártica em coincidência com *T. geminatus*, *T. occidentalis* e *T. jussiaeae* era um indicativo do relacionamento observado entre as mesmas.

O segundo grupo monofilético diferenciado na base do clado A compreende os terminais constituintes dos grupos *virgulatus* (anteriormente denominado *confusus*, sinônimo júnior atual de *T. virgulatus*) e *arcifer* de espécies (Thompson 1981), como irmãos do clado constituído por *T. ciliatus*, *T. croesus*, *T. purus*, *T. nasutus*, *T. sylvaticus* e *T. mutuus* (Fig. 103). De acordo com Thompson (1981), *T. virgulatus*, *T. hieroglyphicus*, *T. lumus*, *T. violaceus*, *T. basalis* e *T. veve*, apresentariam identidade morfológica suficiente como indicativo de seu relacionamento, conferindo-lhes agrupamento sob o título de ‘*virgulatus*’. *Toxomerus ferroxidus*, *T. ornithoglyphus* e *T. arcifer*, aqui estudadas, corresponderiam, por sua vez, ao grupo ‘*arcifer*’. Um relacionamento próximo entre os dois grupos de espécies foi também sugerido por Thompson (1981) em função da grande semelhança morfológica entre as genitálias masculinas de *T. lumus* e *T. ferroxidus*. No entanto, as espécies desses grupos

específicos apresentam-se intercaladas, sugerindo indistinção entre os mesmos. Mais do que clados-irmãos, os resultados obtidos demonstram que esses grupos de espécies são na realidade um só. Reiterando esse resultado, *T. humus* em sua descrição original foi relacionada à *T. arcifer* (Hull 1943a), assim como *Toxomerus ornithoglyphus* foi relacionada à *T. hyeroglyphicus* (Hull 1942c).

O relacionamento entre *T. ornithoglyphus* e *T. arcifer* era esperado, uma vez que esses táxons são provavelmente apenas formas geográficas variantes (Thompson 1981). As espécies ‘(*T. humus* + *T. violaceus*)’ também. No passado ambas já haviam sido sinonimizadas (Telford 1973), mas a determinação de algumas dissimilaridades morfológicas levou, posteriormente, à revalidação de seus ‘status’ específicos (Thompson 1981).

O clado ‘(*T. ciliatus* ((*T. croesus* + *T. purus*) (*T. nasutus* (*T. sylvaticus* + *T. mutuus*))))’ situou-se internamente ao grupo monofilético contendo as espécies dos até então distintos grupos *arcifer* e *virgulatus* (Fig. 103). No entanto, metade basal do lobo anal mais estreita que a metade apical [62 (0)] foi um caráter unicamente observado nessas últimas espécies, conferindo-lhes identidade em relação às demais espécies deste clado. Abdome estreitamente peciolado, embora visto em outras três espécies (*T. veve*, *T. basalis* e *T. aurulentus*), foi também outra característica peculiar dessas últimas [65 (3)]. *Toxomerus croesus*, *T. purus* e *T. sylvaticus* já haviam sido apontadas como espécies relacionadas (Harbach 1984). Da mesma forma, *T. purus* foi relacionada à *T. ciliatus* no momento de sua descrição (Curran 1930). A partir desse grupo monofilético ficou claro a fragilidade do padrão de maculação abdominal característico de cada espécie como um caráter importante no seu agrupamento natural, embora uma tendência evolutiva do padrão mais escuro ao mais claro, no grupo como um todo, seja observada. As espécies-irmãs *Toxomerus mutuus*, com padrão abdominal tipicamente correspondente ao grupo ‘*duplicatus*’ de espécies (Curran 1930), e *T. sylvaticus*, com abdome relacionado à *T. musicus* (Hull 1943c), demonstram isso. De outra forma, esses terminais estariam junto às espécies do grupo ‘*duplicatus*’ e junto à *T. musicus*, respectivamente.

No clado B, *T. aurulentus* e *T. multipunctatus* apresentaram-se como espécies-irmãs (Fig. 104). Segundo Thompson (1981), *multipunctatus* faria parte do grupo *arcifer* de espécies pela sua similaridade geral com *T. ferroxidus* e *T. arcifer*. Por outro lado, a definição desta mesma relação entre as duas espécies em todas as análises de pesagem desenvolvidas neste estudo confere suporte ao relacionamento estabelecido. O bom valor de Bremer relativo para o clado (Fig. 99), da mesma forma, é mais uma evidência em seu favor. A distribuição de

certa forma congruente, registrada para as duas (Tabela II) também sustenta o relacionamento encontrado.

O clado ‘(*T. elisa* (*T. brevifacies* + *T. pichinchae*))’ teve a identidade morfológica observada no padrão abdominal dessas espécies, semelhante ao daquelas do grupo ‘*duplicatus*’ (Curran 1930), corroborada filogeneticamente (Fig. 104). A distribuição das mesmas na América do Sul, onde *T. brevifacies* e *T. pichinchae* possuem sobreposição registrada no Equador (Tabela II), suporta seu relacionamento. A união entre *T. brevifacies* e *T. pichinchae*, em posição até que distante de *T. productus* no cladograma, afasta a possibilidade de que *T. productus* e *T. brevifacies* sejam espécies sinônimas, tal como conjecturado por Gerdes (1975). Futuramente a inclusão do macho de *T. brevifacies*, além da fêmea de *T. productus*, não disponíveis para o estudo, são importantes para que essa conclusão seja confirmada. Uma análise do exemplar tipo de *T. brevifacies* também seria importante, já que o exemplar aqui usado (identificação confirmada pelo Dr. Thompson – USNM) possui claramente comprimento da face maior que o de *T. productus*, espécie recentemente revisada em Borges & Couri (2009).

Toxomerus duplicatus, espécie diferenciada subsequentemente no cladograma, não formou agrupamento menor de terminais, posicionando-se como irmã das demais espécies de *Toxomerus* ainda não comentadas nesta discussão (Fig. 104). Esse relacionamento definido para a espécie é interessante. Dado que ela provavelmente corresponderia a um “complexo de espécies” diferenciadas basicamente pelo tamanho e morfologia da genitália masculina (Curran 1930; Thompson 1981), o seu agrupamento distinto junto às espécies desse possível complexo (*T. mutuus*, *T. brevifacies*, *T. pichinchae*, *T. elisa*, *T. centaureus*, *T. papaveroi*, *T. steatogaster*, *T. idalius*, *T. taenius*, *T. minutus*, *T. productus*, *T. difficilis*, *T. watsoni* e *T. norma*) era o esperado. O clado por elas formado, entretanto, foi mais amplo, revelando prováveis surgimentos independentes do padrão de máculas abdominais comum a essas espécies. Variações observadas nesse padrão com relação à largura e extensão das máculas abdominais sugerem dependência ambiental dos mesmos. Nesse caso, o grupo ‘*duplicatus*’ de espécies, definido com base nesse padrão, não poderia realmente ser considerado um agrupamento natural, tal como observado nesta análise.

Toxomerus vertebratus e *T. calceolatus* como espécies-irmãs (Fig. 105), tiveram seu relacionamento previamente indicado na literatura (Thompson & Thompson 2006). Essas espécies possuem genitália masculina bastante similar, apesar de serem facilmente distinguidas externamente. São espécies que apresentam distribuição congruente na Argentina

e no Chile, sendo encontradas sempre voando juntas (Thompson & Thompson 2006). Ainda que o posicionamento exato da espécie *T. incaicus* não tenha se estabelecido no cladograma apresentado, o seu relacionamento com *T. vertebratus* foi percebido desde sua descrição original (Sack 1941). Nesse momento, *T. incaicus* foi relacionado à *T. interruptus*, atual sinônimo júnior de *T. vertebratus* (Thompson & Thompson 2006). A distribuição dessas duas espécies sobrepõe-se no Peru (Tabela II).

O grupo monofilético (*T. schlingeri* (*T. marginatus* (*T. crockeri* (*T. floralis* + *T. porticola*)))) (Fig. 105) formou-se com as espécies que apresentaram padrão abdominal relacionado ao de *T. floralis*, sendo a forma mais variante observada no abdome de *T. schlingeri*. *Toxomerus marginatus* tem abdome praticamente idêntico ao da fêmea de *floralis*, distinguindo-se basicamente pelas laterais dos terceiro e quarto segmentos do abdome inteiramente amarelas ao invés de totalmente pretas (Hull 1943a). *Toxomerus crockeri*, apesar de originalmente descrito como sendo relacionado à *T. duplicatus* e *T. productus* (Curran 1934), apresenta, da mesma forma que *marginatus*, padrão abdominal idêntico ao observado nas fêmeas de *floralis*. O exame de vários parátipos dessa espécie permite que essa afirmação seja feita com segurança. *Toxomerus porticola*, além de abdome semelhante, compartilhou com *T. floralis* sete caracteres que as definiram fortemente como espécies-irmãs (Fig. 105). Esses caracteres foram: região ventral na fronte da fêmea levemente projetada [4 (1)]; área entre o ocelo posterior e a margem posterior dos olhos, nos machos, sem polinosidade [8 (2)]; margem lateral do basisterno curvada [20 (0)]; cerdas no anepisterno anterior dos machos densamente localizadas [31 (1)]; metafemur amarelo com marcação em preto [46 (1)]; edeago com projeção dorsal delgada [82 (1)]; apódema do edeago com ápice posterior estreito [83 (1)].

Toxomerus floralis e *T. marginatus* foram as únicas espécies desse grupo monofilético testadas na filogenia molecular (Mengual *et al.* 2011), em que *floralis* apresentou-se espécie-irmã de *T. norma*, uma espécie referida aos *Toxomerus* de “grande porte” que apresenta padrão abdominal correspondente ao do grupo ‘*duplicatus*’ (Metz & Thompson 2001). O relacionamento que mais se aproximou do obtido na presente análise situou *T. marginatus* em um clado imediatamente subjacente ao formado por *T. floralis* e *T. norma*. No estudo molecular, essas espécies estiveram em um clado maior contendo *T. tibicen*, *T. procrastinatus*, *T. anthrax*, *T. dispar* e *T. flaviplurus*. O agrupamento diferenciado extraído a partir das diferentes fontes de dados pode ser proveniente do maior número de espécies utilizadas neste estudo. Para que as duas filogenias possam de fato ser totalmente comparáveis

faz-se necessário que os mesmos terminais sejam analisados futuramente a partir de ambas as fontes.

Toxomerus rohri, previamente indicada como possível espécie vicariante em relação à *T. marginatus* (Thompson 1981), derivou a partir do mesmo nó que deu origem ao clado (*T. schlinger* (*T. marginatus* (*T. crockeri* (*T. floralis* + *T. porticola*)))) (Fig. 105). A posição estabelecida para essa espécie no entanto, foi instável. Com o uso de valores baixos de concavidade o relacionamento que a envolveu foi completamente diferente, estando ela na base do cladograma. A não inclusão dos caracteres do pró-tórax, assim como de genitália feminina para esse terminal, provavelmente influenciou a definição de sua posição nas diferentes análises. Porém, o seu posicionamento na topologia apresentada ($k = 5$ e 6) é o mais plausível para espécie. O abdome da mesma, semelhante ao de *T. floralis* permite essa conclusão. *Toxomerus rohri* e *T. marginatus* apresentam genitália masculina idêntica, sendo identificadas essencialmente pela ausência de mácula supracoxal no proepímero, vita lateral amarela incompleta no escuto, e segundo e terceiro segmentos abdominais pretos lateralmente e não amarelos em *T. rohri*.

As espécies *T. pulchellus* e *T. pictus* derivadas subsequentemente no clado B (Fig. 106), foram irmãs na filogenia molecular de *Toxomerus*, em um clado formado por *T. apegensis*, *T. politus*, *T. aeolus*, *T. lacrymosus*, *T. ochraceus* e *T. musicus* (Mengual *et al.* 2011). Em contraposição ao observado aqui e com os dados moleculares, estudos anteriores de taxonomia alfa sugeriam um relacionamento mais próximo envolvendo *T. pulchellus* com *T. aeolus* e *T. politus*, baseando-se no padrão de maculação abdominal observado nessas espécies (Thompson 1981).

Toxomerus apegensis, *T. musicus*, *T. lacrymosus* e *T. polygraphicus* formaram, por sua vez, um clado de espécies em que *T. lacrymosus* esteve mais próximo de outra espécie (*T. polygraphicus*) que não de *T. musicus* (Fig. 106). *Toxomerus lacrymosus* e *T. musicus* são táxons diferenciados, de uma forma geral, por distribuição de microtríquias na asa e morfologia de genitália, tendo seu relacionamento mais próximo, esperado antes da realização da análise (Borges & Couri 2009). O posicionamento aqui definido para esses dois terminais foi, todavia, semelhante ao encontrado por Mengual *et al.* (2011), em que *T. musicus* e *T. lacrymosus* também não foram espécies-irmãs, apesar de próximas filogeneticamente {(*T. lacrymosus* (*T. musicus* + *T. ochraceus*))}. O relacionamento (*T. polygraphicus* + *T. lacrymosus*) deu-se com base na região anterior da fronte das fêmeas dessas moscas não projetada [4 (0)], demonstrando bom suporte de Bremer relativo (Fig. 99)

Toxomerus apegensis, espécie basal neste último clado, foi relacionada em sua descrição original (Harbach 1974) à *T. croesus*, através de um exemplar posteriormente reconhecido pelo mesmo autor como *T. sylvaticus* (Harbach 1984). Esse relacionamento, entretanto, foi definido com base em similaridades artificiais, como comprovado pela presente análise filogenética onde essas três espécies estiveram distantemente situadas (Fig. 99).

De forma interessante, o mesmo nó que deu origem ao clado contendo *T. apegensis*, deu origem também a um novo clado em que as espécies *T. aeolus* e *T. politus* foram basais. *Toxomerus politus* assim como *T. apegensis* são as duas espécies com larvas de hábito fitófago, em contraposição ao hábito predador das outras seis espécies de *Toxomerus* para as quais biologia larval é conhecida (Smith 1974; Rojo *et al.* 2003; Reemer & Rotheray 2009). Com isso, é possível que o ancestral comum de ambos os clados tenha desenvolvido a capacidade de nutrir-se a partir de matéria vegetal enquanto imaturo, dando origem a um grupo de espécies fitófagas. Para tanto teria-se que assumir *T. aeolus* pelo menos, com esse mesmo comportamento larval. Dado o hábito alimentar da maioria das espécies desse gênero ser ainda desconhecido, essa situação torna-se possível, embora não passe de mera especulação.

É importante destacar que outro gênero de Syrphinae também possui larvas fitófagas, *Allograpta* Osten Sacken, 1875 (Rojo *et al.* 2003), que não sendo grupo-irmão de *Toxomerus* como demonstrado pela filogenia molecular da sub-família (Mengual *et al.* 2008), implica em pelo menos dois surgimentos independentes desse comportamento em Syrphinae. Dessa forma, surgimentos independentes desse comportamento em *T. politus* e *T. apegensis*, pode ser também esperada em *Toxomerus*, mesmo que a situação estabelecida para as duas espécies com larvas fitófagas no cladograma, permita a inferência de um grupo monofilético caracterizado por essa biologia larval. O valor de Bremer relativo baixo suportando o posicionamento de (*T. apegensis* (*T. musicus* (*T. lacrymosus* + *T. polygraphicus*))) pode também estar indicando inconclusividade no relacionamento deste clado dentro de *Toxomerus* (Fig. 99). A alteração futura de alguns relacionamentos aqui apresentados é esperada, uma vez que mais espécies desse gênero precisam ainda ser incluídas neste estudo.

Toxomerus aeolus e *T. politus* foram indicadas como prováveis espécies-irmãs por Thompson (1981), com base em caracteres de genitália masculina e coloração do anepímero anterior. A hipótese filogenética, entretanto, demonstra outro relacionamento envolvendo ambas espécies (Fig. 106).

O clado (*T. centaureus* ((*T. papaveroi* + *T. steatogaster*) (*T. idalius* ((*T. taenius* + *T. minutus*) (*T. productus* (*T. difficilis* + *T. watsoni*)))))) (Fig. 107) foi formado novamente por espécies pertencentes ao grupo ‘*duplicatus*’ (Curran 1930; Hull 1943a; Hull 1951a; Thompson 1981; Thompson & Thompson 2006). Essas espécies são bastante similares entre si, diferenciando-se principalmente pelo tamanho do exemplar e genitália masculina, como já comentado para todas as espécies que apresentam padrão abdominal relacionado ao de *T. duplicatus*. No caso de algumas espécies com tamanho aproximado, tal como *T. watsoni* e *T. difficilis*, a diferenciação é feita basicamente através de morfologia da genitália (Curran 1930; Borges & Couri 2009). A identidade morfológica dessas duas espécies de distribuição congruente (Tabela II), foi confirmada filogeneticamente, como observado pela definição do agrupamento (*T. watsoni* + *T. difficilis*) (Fig. 107). *Toxomerus productus*, situado basalmente à elas, possui tamanho em geral maior, mas a sua genitália bastante similar à de *T. watsoni* sugeria o seu relacionamento estabelecido neste estudo (Borges & Couri 2009; ver genitálias dessas espécies em Thompson & Thompson 2006 e Thompson 1981 respectivamente).

Toxomerus taenius e *T. minutus*, duas outras espécies de tamanho aproximado, inclusive em relação à *T. watsoni* e *T. difficilis*, foram irmãs em um ramo adjacente ao clado dessas últimas espécies (Fig. 107). Segundo Curran (1930) destacou, a separação de *T. taenius* de suas espécies próximas é da mesma forma que para as outras espécies deste agrupamento, bastante difícil a não ser pela análise da genitália masculina. *T. minutus*, por sua vez, era conhecida unicamente a partir de sua descrição original até o presente estudo (Thompson 1981; Borges & Couri 2009), tendo o holótipo dessa espécie sido pela primeira vez estudado desde de sua descrição em 1830. O exemplar-tipo fêmea deste terminal é praticamente idêntico aos exemplares do mesmo sexo correspondentes à *T. taenius*, sugerindo, em um primeiro momento, que essas duas espécies fossem na realidade sinônimas. O desconhecimento de exemplares macho relacionados à *T. minutus* vinha a reforçar essa indicativa. Contudo, o estabelecimento de caracteres autapomórficos característicos de ambas espécies (Fig. 107), referentes principalmente à distribuição de microtríquias na asa, contrariou essa questão. Uma análise futura do material tipo de *T. taenius*, que corresponde à um macho desta espécie, vem a ser importante para solução desta questão, já que exemplares deste sexo também não puderam ser estudados nesta análise. As distribuições de *minutus* e *taenius* são sobrepostas (Tabela II).

As demais espécies deste clado, *Toxomerus centaureus*, *T. papaveroi*, *T. steatogaster* e *T. idalius* possuem tamanho maior em relação à *T. watsoni*, *T. difficilis*, *T. minutus* e *T.*

taenius. Sua diferenciação novamente ocorre mais facilmente por caracteres de genitália masculina. O tamanho da face maior em *centaureus* e *idalus* [2 (2)] é também um caráter as distinguindo das outras.

As espécies do grupo '*duplicatus*' também não formaram um grupo natural na filogenia molecular de *Toxomerus*, pela não inclusão de *T. norma* no clado por elas formado (Mengual *et al.* 2011). Os terminais em comum entre ambas as análises foram: *T. watsoni*, *T. difficilis*, *T. taenius*, *T. mutuus* e *T. norma*.

Finalmente, os *Toxomerus* “de grande porte” (Metz & Thompson 2001) formaram um clado maior, subdividido em dois menores: (*T. norma* (*T. insignis* (*T. mosaicus* + *T. undecimpunctatus*))) e ((*T. tibicen* + *T. procrastinatus*) (*T. saphiridiceps* (*T. intermedius* (*T. aquilinus* + *T. teliger*)))) (Fig. 108). Nesse caso, *Toxomerus politus* não esteve incluso no agrupamento, enquanto que *T. mosaicus*, recentemente descrita em Borges & Couri (2009), sim. A partir disso a divisão de espécies feita com base em tamanho (espécies com 9 mm ou mais) não pode ser assumida como um agrupamento natural. Essa inferência, no entanto, já havia sido apontada por Metz & Thompson (2001) no momento de revisão taxonômica dessas espécies. De acordo com esses pesquisadores, *T. aquilinus*, *T. insignis*, *T. procrastinatus*, *T. saphiridiceps*, *T. teliger*, *T. tibicen* & *T. undecimpunctatus*, constituiriam um grupo monofilético a parte das espécies *politus*, *norma* (naquele momento sob o nome de *T. mulio*) e *valdesi*. Foram sugeridos inclusive caracteres que poderiam suportar o agrupamento das primeiras espécies: triângulo vertical alongado e estreito nos machos; triângulo ocelar em posição anterior; região ventral na fronte das fêmeas elevada; e veia R₄₊₅ mais sinuosa. Contudo, a exclusão de *T. norma* desse grupo de espécies não foi corroborada pela presente análise (Fig. 108). Veia R₄₊₅ levemente sinuosa [53 (0)], único caráter dentre os indicados por Metz & Thompson (2001), estabelecido como sinapomorfia para as espécies do grupo monofilético em questão, foi desta forma, também observado em *T. norma*, contrariando a indicativa desses autores de que esse não seria um estado encontrado nessa espécie. Apesar da afirmação inicial feita por eles, nenhuma referência a esse formato de veia foi feita em sua redescrição da espécie, bem como em Borges & Couri (2009). O mesmo é válido para a descrição original (Curran 1930; Hull 1941c). Em geral, os trabalhos taxonômicos realizados historicamente em *Toxomerus*, em alusão à asa dessas moscas tratam especificamente da distribuição das microtríquias em sua superfície, e em alguns casos do tamanho da álula e de outras células da asa. O exame futuro do holótipo dessa espécie será necessário para conclusões mais robustas sobre a sua monofilia junto às demais com ela reunidas nesse clado.

Toxomerus norma apresenta padrão abdominal correspondente ao grupo *duplicatus* de espécies, sendo o único terminal deste agrupamento com essa característica.

Apesar desta questão envolvendo *T. norma*, esses terminais formaram um clado apoiado em um suporte de Bremer relativo alto (Fig. 99). Adicionalmente, o clado formado indica um grupo natural de espécies distinto dentro deste gênero. A observação de veia R₄₊₅ levemente sinuosa unicamente nestas espécies em *Toxomerus* fornece um forte caráter, o qual pode ser utilizado para reconhecimento do grupo sem qualquer ambigüidade.

Toxomerus tibicen, *T. procrastinatus*, *T. politus* e *T. norma* foram as espécies dos *Toxomerus* “de grande porte” analisadas por Mengual *et al.* (2011). *Toxomerus politus*, assim como neste estudo, não esteve no mesmo clado menor de espécies que conteve *T. tibicen*, *T. procrastinatus* e *T. norma*. *Toxomerus tibicen* e *T. procrastinatus* foram espécies-irmãs formando um clado basal no grupo monofilético em que *T. norma* esteve como irmã de *T. floralis* em um ramo dicotômico mais apical. Assim, *T. politus* situou-se em posição filogenética mais distante, enquanto que *T. tibicen* e *T. procrastinatus* estiveram mais proximamente relacionadas à *T. norma*. Portanto, pode-se dizer que os resultados obtidos com dados moleculares aproximam-se dos alcançados com morfologia, apoiando os relacionamentos determinados.

Toxomerus procrastinatus foi indicada como sendo relacionada à *T. tibicen* e *T. aquilinus* por Metz & Thompson (2001). O padrão abdominal dessa espécie bem mais próximo ao de *T. tibicen* atesta a proximidade filogenética definida para as duas.

As espécies (*T. intermedius* (*T. aquilinus* + *T. teliger*)) foram também relacionadas por Metz & Thompson (2001), onde esses pesquisadores chamam atenção para a identidade morfológica de *T. teliger* e *T. aquilinus*, sendo elas distinguidas pela ausência de microtríquias na álula da primeira, além de surstilus mais amplo. Embora *T. teliger* tenha sido indicada como possível espécie-irmã de *T. intermedius* (Metz & Thompson 2001), esse posicionamento não foi aqui definido. O caráter base desses autores para essa conclusão foi a presença de cerdas robustas conspícuas no lobo superior dessas duas espécies. Caráter que não se mostrou qualificado para uso nesta análise, pela dificuldade de codificação nas diferentes espécies analisadas. Pôde-se concluir, entretanto, que outras espécies além de *T. teliger* e *T. intermedius* também apresentam a mesma condição, diferente do que se acreditava, invalidando a sua propriedade inicial na união dessas espécies. O não uso do caráter por outro lado, decorreu da complicação encontrada na definição do estado em

diversas espécies, enquanto outras como *teliger*, *intermedius* e *productus*, por exemplo, o apresentaram de forma facilmente identificável. Mesmo assim, o relacionamento próximo entre *T. intermedius*, *T. aquilinus* e *T. teliger* existe, tal como demonstrado filogeneticamente (Fig. 108).

O próximo relacionamento entre *T. mosaicus* e *T. undecimpunctatus* (Fig. 108) havia sido apontado por Borges & Couri (2009) na descrição da primeira espécie. *Toxomerus mosacius* como uma espécie “grande” (8,3 – 9,5mm) e morfologicamente similar à *T. undecimpunctatus* (Borges & Couri, 2009), tanto externamente quanto em relação à genitália, tinha o seu relacionamento evolutivo junto ao clado de espécies discutido, esperado. Essas duas espécies são prontamente distinguidas pelo padrão abdominal, apesar de semelhantes de uma forma geral.

Os relacionamentos internos ao clado discutido, assumidos pelas demais espécies deste grupo, foram pela primeira vez apresentados para *Toxomerus*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Toxomerus apresentou-se como um gênero que de fato constitui uma unidade de classificação com origem ancestral comum das espécies que o compõe, caracterizando-se por uma excepcional radiação de linhagens no Novo Mundo, seu território de distribuição. O seu considerável número de espécies ilustra esse potencial. O grande número de táxons é uma característica esperada em faunas que se desenvolveram rapidamente em uma grande área, com diversidade de habitats, que como se sabe, é o caso da região Neotropical onde a maioria das espécies de *Toxomerus* é encontrada (Vockeroth 1969). Com isso, uma evolução rápida pode ser uma explicação à falta de correlação entre caracteres que tenham permitido uma subdivisão genérica consistente em *Toxomerus*, ao longo de sua história taxonômica.

O estudo aqui realizado é o que atualmente compreende o maior número de terminais desse gênero. Embora, a quantidade de caracteres utilizados não seja tão expressiva, excedendo em nove o número de terminais analisados, foi suficiente para a avaliação da condição monofilética de *Toxomerus* e para o estabelecimento de relações internas envolvendo suas espécies. Nesse momento faz-se importante destacar que a quantidade de caracteres utilizados em um estudo filogenético não é o que define a sua robustez, mas sim a sua qualidade (ver Tabela VI).

Nove caracteres não expostos nos resultados foram ainda codificados para o gênero e testados, além dos 87 descritos, os quais foram posteriormente excluídos pela sua má performance durante as análises. Foram eles: 1 – forma dos surstilus nos machos; 2 – robustez do metafemur nos machos; 3 – presença de cerdas conspícuas no lobo superior dos machos; 4 – comprimento das cerdas no basisterno; 5 - cor da ponte pós-metacoxal; 6 – presença de cerdas no anepisterno anterior das fêmeas; 7 – largura do tergo VIII das fêmeas; 8 – tipo da vestitura ventral da metacoxa; 9 – posição das veias M1 e dm-cu. Esses dois últimos não foram informativos filogeneticamente. Os três primeiros apresentaram complexidade de codificação em diversas espécies, causando prováveis construções dúbias que prejudicaram a análise. Os outros quatro caracteres foram retirados da análise por demonstrarem índices de consistência e retenção baixos, gerando pouca resolução. A permanência de alguns caracteres não informativos filogeneticamente (Tabela VI), entretanto, ocorreu por determinarem informações necessárias ao caráter seguinte, ou seja, por serem informativos a um próximo caráter contingente. Caracteres de coloração, apesar de serem considerados um problema no reconhecimento de espécies, foram importantes para definição da hipótese filogenética de *Toxomerus*.

Por fim, o estudo aqui desenvolvido tem considerável importância como a primeira análise cladística a partir de dados morfológicos para o gênero *Toxomerus*, que também corresponde ao único realizado tratando o gênero de forma mais ampla. Apesar disso o estudo ainda é preliminar, uma vez que a inclusão futura de todas as espécies válidas do táxon faz-se importante para sua completa resolução. O desenvolvimento de uma análise molecular envolvendo um número maior de terminais também é necessário. Com a possível condição de uma evolução rápida do táxon, acredita-se que estudos moleculares possam acrescentar informações filogenéticas consideráveis às aqui obtidas.

CONCLUSÕES

- O gênero *Toxomerus* é monofilético corroborando estudos previamente realizados (Mengual *et al* 2008; Mengual *et al* 2011);
- O estudo desenvolvido visando o estabelecimento de uma hipótese filogenética para as espécies de *Toxomerus*, não permitiu determinar o posicionamento do gênero em questão, dentro da subfamília Syrphinae, bem como fazer conclusões em relação ao

seu ‘status’ quanto à *Ocyrtamys*. Para tanto é necessário um estudo morfológico futuro incluindo mais terminais de Syrphini e de outras tribos de Syrphinae;

- Em *Toxomerus*, clados menores de espécies indicativos do relacionamento filogenético entre elas foram formados, com apoio em bons suportes de Bremer relativos, permitindo o reconhecimento do parentesco filogenético entre as mesmas. A classificação subgenérica não foi considerada para os grupos formados, como historicamente assumido para o gênero analisado.
- *Toxomerus dispar* e *T. anthrax* também estiveram relacionadas segundo a filogenia molecular (Mengual *et al.* 2011), embora não como espécies-irmãs como aqui observado.
- *Toxomerus flaviplurus* esteve em um mesmo clado que *T. dispar* e *T. anthrax* na filogenia molecular. A não inclusão de *T. ovatus* e *T. funestus* nesse estudo torna o agrupamento nele observado, esperado.
- *Toxomerus costalis* estabelecida como espécie-irmã de *T. flaviplurus* na presente análise apóia a sinonimização recente dessas duas espécies (Reemer 2010). Mácula dorsal ausente no catepistero de ambas e genitálias idênticas confirmam as duas espécies como um mesmo táxon.
- *Toxomerus ovatus* próximo filogeneticamente à *T. flaviplurus* corresponde ao indicado pelo estudo da morfologia dessas duas espécies (Hull 1942c).
- Os dois primeiros clados menores formados na base da filogenia de *Toxomerus*, correspondem à espécies com padrão abdominal escurecido, sugerindo que os padrões mais complexos formados por vitas e fascias amarelas e escuras, característico de espécies subseqüentes, derivaram a partir de ancestrais, que inicialmente possuíam abdome totalmente escuro. Esse padrão evolutivo foi previamente indicado por Hull (1943a).
- Foram observadas duas grandes radiações de espécies dentro gênero.
- *Toxomerus geminatus* e *T. virgulatus* estiveram aqui situadas em clados distintos e irmãos assim como também definido na filogenia molecular de *Toxomerus*.
- O estudo morfológico de *Toxomerus occidentalis* e *T. geminatus*, bem como o relacionamento de espécies-irmãs aqui estabelecido, sugerem uma possibilidade de

sinonimização para essas espécies, mantidas como distintas com base no tamanho da extensão do exoesqueleto existente no metafemur dos machos e suas distribuições (Vockeroth 1992). A solução apontada para essa questão depende da realização de um estudo filogeográfico com populações de ambas, buscando verificar isolamento reprodutivo ao nível molecular ou não, desses dois terminais.

- O relacionamento definido entre *T. geminatus*, *T. occidentalis*, *T. jussiaeae* e *T. uranius* sugere um grupo natural distinto de espécies em *Toxomerus*. É necessário, entretanto, que uma re-análise da matriz de dados deste estudo seja feita com a inclusão do macho de *T. uranius* para que sua posição junto às outras, seja corroborada.
- As espécies dos grupos *virgulatus* e *arcifer* indicados por Thompson (1981) estiveram na presente tese, intercaladas dentro de um mesmo clado demonstrando que mais que grupos distintos, proximamente relacionados, essas espécies fazem parte um mesmo agrupamento natural.
- O clado (*T. ciliatus* ((*T. croesus* + *T. purus*) (*T. nasutus* (*T. sylvaticus* + *T. muutus*)))) situou-se internamente ao agrupamento contendo as espécies dos até então grupos *arcifer* e *virgulatus* de espécies. No entanto, a definição de um caráter unicamente observado para esse clado confere-lhes identidade particular em relação a essas espécies. Pela união observada entre *T. muutus* e *T. sylvaticus* ficou clara a fragilidade do padrão de maculação abdominal como um caráter importante na definição de agrupamentos naturais.
- *Toxomerus aurulentus* foi definida como espécie-irmã de *T. multipunctatus* contrariando a indicativa de proximidade desta última com o grupo *arcifer* de espécies (Thompson 1981).
- *Toxomerus elisa*, *T. brevifacies* e *T. pichinchae* tiveram sua similaridade morfológica, estabelecida pelo padrão abdominal referente ao do grupo ‘*duplicatus*’, corroborada filogeneticamente. A suspeita de uma possível sinonímia entre *T. brevifacies* e *T. productus* foi afastada pelo posicionamento distante dessas espécies, uma em relação à outra no cladograma.
- *Toxomerus duplicatus* não formou grupo monofilético menor de espécies, em oposição ao seu agrupamento esperado junto ao conjunto das espécies com padrão

abdominal similar ao seu. O grupo ‘*duplicatus*’ de espécies, previamente indicado (Curran 1930), não foi estabelecido como um agrupamento natural.

- O relacionamento (*T. vertebratus* + *T. calceolatus*) foi anteriormente indicado na literatura pela sua distribuição congruente e genitálias similares (Thompson & Thompson 2006) e aqui corroborado.
- O relacionamento exato de *T. incaicus* não foi definido no cladograma resultante, embora sua proximidade em relação à *T. vertebratus*, confirmada a partir da topologia, tenha sido sugerida desde sua descrição original (Sack 1941).
- O clado ‘(*T. schlingeri* (*T. marginatus* (*T. crockeri* (*T. floralis* + *T. porticola*))))’ reuniu as espécies de *Toxomerus* que apresentam padrão abdominal semelhante ao de *T. floralis*. O relacionamento molecular que mais se aproximou do obtido nesta análise para essas espécies, situou *T. marginatus* em um clado imediatamente subjacente ao formado por *T. floralis* e *T. norma* (Mengual *et al.* 2011). A obtenção de agrupamentos diferenciados entre este estudo e o molecular pode ser proveniente do maior número de terminais aqui trabalhados.
- O posicionamento definido para *T. rohri* foi instável, porém o estabelecido pela topologia ótima da análise foi o mais aceitável, tal como esperado pela sua identidade morfológica com o clado ‘(*T. schlingeri* (*T. marginatus* (*T. crockeri* (*T. floralis* + *T. porticola*))))’.
- O posicionamento observado para *T. pulchellus* demonstrou que a indicativa prévia de sua maior proximidade em relação à *T. aeolus* e *T. politus* (Thompson 1981) era superficial. Situação também suportada com dados moleculares em que *T. pulchellus* esteve como espécie-irmã de *T. pictus* (Mengual *et al.* 2011).
- *Toxomerus lacrymosus* não foi espécie-irmã de *T. musicus* como esperado antes da análise, pelas suas identidades morfológicas (Borges & Couri 2009). Esse mesmo resultado foi também obtido com base em dados moleculares.
- O posicionamento filogenético observado para as duas espécies de *Toxomerus* com larvas fitófagas, permitiu inferir a possível existência de um clado apical caracterizado por esse comportamento larval, uma vez que a biologia da maioria dos *Toxomerus*, nesse estágio, é desconhecida. Contudo, o surgimento independente desta característica, em cada uma dessas espécies, não é descartado

em função da observação de tal condição em níveis maiores de classificação em Syrphinae.

- A hipótese filogenética resultante não corroborou a indicativa prévia de que *Toxomerus aeolus* e *T. politus* seriam espécies-irmãs, feita por Thompson (1981).
- O clado ‘(*T. centaureus* ((*T. papaveroi* + *T. steatogaster*) (*T. idalius* ((*T. taenius* + *T. minutus*) (*T. productus* (*T. difficilis* + *T. watsoni*))))))’ foi constituído unicamente por espécies pertencentes ao grupo ‘*duplicatus*’. A identidade morfológica de *T. watsoni* e *T. difficilis* foi confirmada filogeneticamente. O mesmo foi concluído para *T. productus* que possui genitália masculina similar à de *T. watsoni*. A possível sinonimização de *T. minutus* e *T. taenius* foi questionada pela definição de caracteres autapomórficos para ambas espécies. Uma análise do material-tipo macho de *T. taenius* faz-se futuramente importante quanto a essa questão.
- A divisão de espécies feita com base em tamanho (Metz & Thompson 2001) não se mostrou um agrupamento natural, como já esperado, pela exclusão de *T. politus*. Entretanto, um clado composto por essas espécies foi formado com a inclusão de *T. norma* e *T. mosacius*, o qual caracterizou-se pela veia R₄₊₅ levemente sinuosa, estado observado unicamente nestas espécies em *Toxomerus*. A partir disso, esses terminais podem ser indicados como um grupo natural distinto dentro deste gênero. Os resultados obtidos com dados moleculares aproximam-se dos alcançados com morfologia para as espécies em questão. O posicionamento interno assumido pelos terminais deste clado, confirmou relacionamentos anteriormente sugeridos para algumas espécies e foi pela primeira vez indicado para outras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Auad, A. M. (2003) Aspectos biológicos dos estágios imaturos de *Pseudodorus clavatus* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae) alimentados com *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) em diferentes temperaturas. *Neotropical entomology*, 32, 475–480.
- Bertelli, S. & Porzecanski, A. L. (2004) Tinamou (Tinamidae) Systematics: a preliminary combined analysis of morphology and molecules. *Ornitologia Neotropical*, 15, 293–299.

Bigot, J. M. F. (1884) Diptères nouveaux ou peu connus. 24e. partie, XXXII: Syrphidi (2e. partie). Espèces nouvelles, no. III. *Annales de la Société Entomologique de France*, 4, 73–116.

Bond, J. E. & Opel, B. D. (2002) Phylogeny and taxonomy of the genera of south-western North American Euctenizinae trapdoor spiders and their relatives (Araneae: Mygalomorphae, Cyrtachaeniidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136, 487–534.

Borges, Z. M. & Couri, M. (2009) Revision of *Toxomerus* Macquart, 1855 (Diptera: Syrphidae) from Brazil with synonymic notes, identification key to the species and description of three new species. *Zootaxa*, 2179, 1–72.

Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.

Bréthes, J. (1920) Insectes du Pérou. *Anales de La Sociedad científica Argentina*, 89, 27–54.

Brower, A. V. Z. & Schawaroch V. (1996) Three steps of homology assessment. *Cladistics*, 12, 265–272.

Bueno-Villegas, J.; Sierwald, P. & Montero, A. E. (2008) Phylogeny of the millipede genus *Sphaeriodesmus* Peters, 1864 (Polydesmida: Sphaeriodesmididae) based on morphological characters. *Organisms Diversity and Evolution*, 8, 99–120.

Colley, M. R. & Luna, J. M. (2000) Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Environmental Entomology*, 29, 1054–1059.

Cumming, J. (1992) Lactic acid as an agent for macerating Diptera specimens. *Fly times*, 8, 7.

Curran, C. H. (1922) A new western syrphid (Diptera). *The Canadian entomologist*, 53, 258–260.

Curran, C. H. (1927) New Neotropical and Oriental Diptera in the American Museum of Natural History. *American Museum Novitates*, 245, 1–9.

- Curran, C. H. (1930) New Diptera belonging to the genus *Mesogramma* Loew (Syrphidae). *American Museum Novitates*, 405, 1–14.
- Curran, C. H. (1934) The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932. Diptera. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, xxi, 147–172.
- Doczkal, D. & Pape, T. (2009) *Lyneborgimyia magnifica* gen. et. sp.n. (Diptera: Syrphidae) from Tanzania, with a phylogenetic analysis of the Eumerini using new morphological characters. *Systematic Entomology*, 34, 559–573.
- Doesburg, P. H. van (1966) Syrphidae from Suriname: additional records and descriptions. *Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas*, 9, 61–107.
- Enderlein, G. (1938) Beitrag zur Kenntnis der Syrphiden. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 1937, 192–237.
- Farris, J. S. (1969) A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18, 374–385.
- Farris, J. S. (1983) The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I.; Funk, V.A., (Eds.). *Advances in Cladistics II*. Columbia University Press, New York, pp. 7–36.
- Ferrarezzi, H. & Marques, A. C. (1994) Análise cladística numérica e recursos computacionais. In: Amorim, D. S. (Ed.) *Elementos básicos de sistemática filogenética*. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia. pp. 163–186.
- Fitch, W. N. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.
- Fluke, C. L. (1950) Some new tropical syrphid flies with notes on others. *Acta Zoologica Lilloana*, 9, 439–454.
- Fluke, C. L. (1953) New Syrphidae from North America. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 26, 125–129.

- Forey, P. L. & Kitching, I. L. (2000) Experiments in coding multistate characters. *In*: Scotland, R.; Pennigton, R. T., (Eds.). *Homology and Systematics: Coding Characters for phylogenetic analysis*. Special Volume Series 58, Systematics Association, London & New York, pp. 54–80.
- Gerdes, C. (1974) A new species of Ecuadorean *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae). *Entomological news*, 85, 279–283.
- Gerdes, C. (1975) Notes on types of *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae). *Entomological News*, 86, 13–22.
- Glumac, S. (1960) Phylogenetical system of the Syrphid-flies (Syrphidae, Diptera) based upon the male genitalia structure and the type of the larvae with characteristics of the Family and Tribes. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Belgrade, Series B*, 16, 82–103.
- Goffe, E. R. (1952) An outline of a revised classification of the Syrphidae on phylogenetic lines. *Transactions of the Society for British Entomology*, 11, 97–119.
- Goloboff, P. A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P. A. (1995) Parsimony and weighting: a reply to Turner & Zandee. *Cladistics*, 11, 91–104.
- Goloboff, P. A. & Farris, J. S. (2001) Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17, S26–S34.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S. & Nixon, K. C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Goloboff, P. A.; Carpenter, J. M.; Arias, J. S. & Esquível, D. R. M. (2008b) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24, 758–773.

- Griffiths, G. C. D. (1972) *The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with special reference to the structure of the male postabdomen*. Series Entomologica, vol. 8, 341 pp.
- Hall, D. G. (1927) A new syrphid (Diptera) from Guatemala. *Entomological News* 38: 239–240.
- Harbach, R. E. (1974) A new Neotropical syrphid fly: *Mesograpta apeiensis* (Diptera: Syrphidae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 76, 31–34.
- Harbach, R. E. (1984) A new species of *Toxomerus* (Diptera, Syrphidae) from Brazil, with notes on three related species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 86, 840–844.
- Hawkins, J. A.; Hughes, C. E. & Scotland, R. W. (1997) Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics*, 13, 275–283.
- Hippa, H & Ståhls, G. (2005) Morphological characters of adult Syrphidae: descriptions and phylogenetic utility. *Acta Zoologica Fennica*, 215, 1–72.
- Hull, F. M. (1930) Some new species of Syrphidae (Diptera) from North and South America. *Transactions of American Entomological Society*, 56, 139–148.
- Hull, F. M. (1940a) Some Neotropical Syrphid flies. *Entomological News*, 51, 247–250.
- Hull, F. M. (1940b) Some new species of Syrphidae (Diptera). *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30, 432–434.
- Hull, F. M. (1941a) Some new species of Syrphidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 14, 61–62.
- Hull, F. M. (1941b) Some flies of the family Syrphidae, *Mesogramma*. *Psyche*, 48, 45–49.
- Hull, F. M. (1941c) Some new species of Syrphidae from South America. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 31, 311–315.

- Hull, F. M. (1941d) Some undescribed Syrphid flies from the Neotropical region. *Journal of the Washington Academy of Science*, 31, 432–440.
- Hull, F. M. (1942a) Some new species of *Baccha* and *Mesogramma*. *Ohio Journal of Science*, 42, 73–74.
- Hull, F. M. (1942b) New species of Syrphidae from the Neotropical region. *Psyche*, 49, 84–107.
- Hull, F. M. (1942c) Some flies of the genus *Mesogramma*. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 30, 17–24.
- Hull, F. M. (1942d) Some new species of *Baccha* and *Mesogramma* (Dip. Syrphidae). *Revista de Entomologia*, 13, 44–49.
- Hull, F. M. (1943a) The genus *Mesogramma*. *Entomologica Americana*, 23, 1–41.
- Hull, F. M. (1943b) New species of Syrphid flies in the National Museum. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 33, 39–43.
- Hull, F. M. (1943c) Some new American Syrphid flies (Diptera). *Entomological News*, 54, 29–37.
- Hull, F. M. (1948) Venezuelan syrphid flies. *Boletín de Entomología Venezolana*, 7, 6–10.
- Hull, F. M. (1949a) The morphology and inter-relationship of the genera of Syrphid flies, recent and fossil. *Transactions of the Zoological Society of London*, 26, 257–408.
- Hull, F. M. (1949b) American syrphid flies of the subfamilies Cheilosinae and Syrphidae. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 44, 73–79.
- Hull, F. M. (1949c) Some unusual syrphid flies. *Entomological News*, 60, 225–233.
- Hull, F. M. (1949d) The genus *Baccha* from the NewWorld. *Entomologica Americana*, 27, 89–285.

- Hull, F. M. (1951a) New species of *Mesogramma* (Diptera: Syrphidae). *American Museum Novitates*, 1480, 1–22.
- Hull, F. M. (1951b) Some new species of Syrphid flies. *Journal of the New York Entomological Society*, 54, 65–70.
- Jarlan, A.; Oliveira, D. de & Gingras, J. (1997) Pollination by *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and seed set of greenhouse sweet pepper. *Journal of Economic Entomology*, 90, 1646–1649.
- Kertész, K. (1910) *Catalogus dipterorum hucusque descriptorum*. Vol. VII. Museum Nationale Hungaricum, Budapestini, 470 pp.
- Latreille, P. A. (1802) Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes, Tome troisième. In: Sonnini, C.S. (Ed), *Histoire naturelle par Buffon*. F. Dufart, Paris, pp. 468.
- Loew, H. (1866) Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria sexta. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 9, 127–186.
- Loew, H. (1872) *Diptera Americae septentrionalis indigena*. Vol. 2 (Centuria 6–10). Berlin, 300 pp.
- Macquart, J. (1855) Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. *5e Supplément des Mémoires de la Société des Sciences de l'Agriculture et des Arts de Lille*, 1854: 25–156.
- McAlpine, J. F. (1981) Morphology and terminology – adults. In: McAlpine, J. F.; Peterson, B. V.; Shewell G. E.; Teskey H. J.; Vockeroth, J. R. & Wood, D. M. (Eds.), *Manual of Nearctic Diptera*. Vol.1, Ottawa, Agriculture Canada Research Branch, Monograph 27, pp. 9–63.
- McAlpine, J. F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J. F. (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. 3, Agriculture Canada, Ottawa, Canada, pp. 1397–1518.

- Melo, G. A. R. (1999) Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the Crabronid wasps. *Scientific Papers of the Natural History Museum of the University of Kansas*, 14, 1–55.
- Mengual, X.; Ståhls, G. & Rojo, S. (2008) First phylogeny of predatory flower flies (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) using mitochondrial COI and nuclear 28S rRNA genes: conflict and congruence with the current tribal classification. *Cladistics*, 24, 543–562.
- Mengual, X. (2011) Black-tie dress code: two new species of the genus *Toxomerus* (Diptera, Syrphidae). *ZooKeys*, 140: 1–26.
- Mengual, X.; Ståhls, G. & Rojo, S. (2011) Is the mega-diverse genus *Ocyptamus* (Diptera, Syrphidae) monophyletic? Evidence from molecular characters including the secondary structure of 28S rRNA. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 62, 191–205.
- Mengual, X. & Thompson, F. C. (2011) Carmine cochineal killers: the flower fly genus *Eosalpingogaster* Hull (Diptera: Syrphidae) revised. *Systematic Entomology*, 36, 713–731.
- Metz, M. A. & Thompson, F. C. (2001) A revision of the larger species of *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae) with description of a new species. *Studia dipterologica*, 8, 225–256.
- Mirande, J. M. (2009) Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25, 574–613.
- Morales, M. N. & Marinoni, L. (2009) Cladistic analysis and taxonomic revision of the *scutellaris* group of *Palpada* Macquart (Diptera: Syrphidae). *Invertebrate Systematics*, 23, 301–347.
- Morales, M. N. (2011) *Filogenia da tribo Eristalini (Diptera, Syrphidae, Eristalinae) inferida por caracteres morfológicos*. Tese de doutorado disponível em: <http://dspace.c3sl.ufpr.br/dspace/handle/1884/286>.
- Nihei, S. S. & Carvalho, C. J. B. de (2004) Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. *Systematic Entomology*, 29, 260–275.

- Nihei, S. S. & Carvalho, C. J. B. de (2007) Phylogeny and classification of Muscini (Diptera, Muscidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149, 493–532.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, 9, 413–426.
- Nixon, K. C. (2002) Winclada. Program and documentation distributed by the author.
- Osten Sacken, C. R. (1878) Catalogue of the described Diptera of North America. Second Edition. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 16, xlviii-276.
- Pape, T. & Thompson, F. C. (editors) (2010) *Systema Dipteriorum*. Version 1.0. Disponível em <http://www.diptera.org/> (acessado em dezembro de 2011)
- Paretas-Martínez J.; Arnedo, M. A.; Melika, G.; Selfa, J.; Seco-Fernandez, M.V.; Fülöp, D. & Pujade-Villar, J. (2007) Phylogeny of the parasitic wasp subfamily Charipinae (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). *Zoologica Scripta*, 36, 153–172.
- Patterson, C. (1982) Morphological characters and homology. *In*: Joysey K. A. & Friday A. E. (Eds.). *Problems in Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London, pp. 21–74.
- de Pinna, M. C. C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367–394.
- Prendini, L. (2003a) A new genus and species of bothriurid scorpion from Brandberg Massif, Namibia, with a renalysis of bothriurid phylogeny and discussion of phylogenetic position of *Lisposoma* Lawrence. *Systematic Entomology*, 28, 79–42.
- Prendini, L. (2003b) Discovery of the Male of *Parabuthus muelleri*, and implications for the Phylogeny of *Parabuthus* (Scorpiones: Buthidae). *American Museum Novitates*, 3408, 1–24.
- Prendini, L.; Francke, O. F. & Vignoli, V. (2010) Troglomorphism, trichobothriotaxy and typhlochactid phylogeny (Scorpiones, Chactoidea): more evidence that troglobitism is not an evolutionary dead-end. *Cladistics*, 26, 117–142.

- Ramirez, J. R. (2003) The Spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 277, 1–262.
- Reemer, M. & Rotheray, G. (2009) Pollen feeding larvae in the presumed predatory syrphine genus *Toxomerus* Macquart (Diptera, Syrphidae). *Journal of Natural History*, 43, 939–949.
- Reemer, M. (2010) A second survey of Surinam Syrphidae (Diptera): introduction and Syrphinae. *Tijdschrift voor Entomologie*, 153: 163–196.
- Ribeiro, G. C. (2009) The Neotropical genus *Stibadocerina* Alexander and its phylogenetic relationship to other Stibadocerinae genera: further evidence of an ancestral trans-Pacific biota (Diptera: Cylandrotomidae). *Systematic Entomology*, 34, 324–333.
- Rojo, S.; Gilbert, F., Marcos-García, M. A.; Nieto, J. M. & Mier, M. P. (2003) *A world review of predatory hoverfly (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) and their prey*. CBIO Ediciones, Alicante (Espanha).
- Rotheray, G. E. & Gilbert, F. S. (1999) Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127, 1–112.
- Sack, P. (1921) Dr. L. Zurcher's Dipteren-Ausbeute aus Paraguay: Syrphiden. *Archiv Naturgeschichte*, 87, 127–149.
- Sack, P. (1941) Syrphidae (Diptera). In: Titschack, E. (Ed.) *Beitrage zur Fauna Perus*, pp. 97–120.
- Schiner, I. R. (1868) Diptera. In: Wullerstorff-Urbair, B. von. (Ed.). *Reise der osterreichischen Fregatte Novara*. Vol. 2. Vienna, 388pp.
- Sereno, P. C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587.
- Shatalkin, A. I. (1975a) A taxonomic analysis of the hover flies (Diptera, Syrphidae). I. *Entomological Review*, 54, 117–125.

- Shatalkin, A. I. (1975b) A taxonomic analysis of the hover flies (Diptera, Syrphidae). II. *Entomological Review*, 54, 127–134.
- Silveira, O. T. (2008) Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52, 510–549.
- Skevington, J. H. & Yeates, D. K. (2000) Phylogeny of the Syrphoidea (Diptera) inferred from mtDNA sequences and morphology with particular reference to classification of the Pipunculidae (Diptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16, 212–224.
- Smith, J. G. (1974) Observations on the larvae of *Toxomerus politus* (Say, 1823) (Diptera, Syrphidae) feeding on maize pollen (*Zea mays* L.). *Ciência e Cultura*, 26, 353. [Original em Português].
- Speight, M. C. D. (1987) External morphology of adult Syrphidae (Diptera). *Tijdschrift voor Entomologie*, 130, 141–175.
- Ståhls, G.; Hippa, H.; Rotheray, G.; Muona, J. & Gilbert, F. (2003) Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28, 433–450.
- Ståhls, G.; Stuke, J-H.; Vujic, A.; Doczkal, D. & Muona, J. (2004) Phylogenetic relationships of the genus *Cheilosia* and the tribe Rhingiini (Diptera, Syrphidae) based on morphological and molecular characters. *Cladistics*, 20, 105–122.
- Strong, E. E. & Lipscomb, D. (1999) Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15, 363–371.
- Sugiura, N. (1996) Pollination of the orchid *Epipactis thunbergii* by syrphid flies (Diptera: Syrphidae). *Ecological Research*, 11, 249–255, DOI: 10.1007 / BF02347782.
- Telford, H. S. (1973) The Syrphidae of Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 57, 217–246.

- Thompson, F. C. (1969) A new genus of Microdontine flies (Diptera: Syrphidae) with notes on the placement of the subfamily. *Psyche*, 76, 74–85.
- Thompson, F. C. (1972) A contribution to a generic revision of the Neotropical Milesinae (Diptera, Syrphidae). *Arquivos de Zoologia*, 23, 78–215.
- Thompson, F. C. (1975) Notes on the status and relationships of some genera in the tribe Milesiini (Diptera: Syrphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 77, 291–305.
- Thompson, F. C. (1981) The flower flies of the West Indies (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 9, 1–200.
- Thompson, F. C. (1999) A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical Region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology International*, 3, 319–378.
- Thompson, F. C. & Ghorpadé, K. (1988) A new coffee aphid predator, with notes on other Oriental species of *Paragus* (Diptera: Syrphidae). *Colemania*, 5, 1–24.
- Thompson, F. C.; Rotheray, G. E. & Zumbado, M. A. (2010) Syrphidae (Flower flies). In: Brown, B. V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D. M.; Woodley, N. E. & Zumbado, M. A. (Eds.), *Manual of Central American Diptera*. Volume 2, NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 763–792.
- Thompson, F. C. & Thompson, B. J. (2006) *Toxomerus* species from Chile (Diptera: Syrphidae). *Studia dipterologica*, 13, 317–331.
- Thompson, F. C.; Vockeroth, J. R. & Sedman, Y. S. (1976) Family Syrphidae. *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*, Vol. 46. Departamento de Zoologia, Museu de Zoologia, São Paulo, 195 pp.
- Turner, H. & Zandee, R. (1995) The behavior of Goloboff's tree fitness measure *F*. *Cladistics*, 11, 57–72.

- Vockeroth, J. R. (1969) A revision of the genera of the Syrphini (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 62, 1–176.
- Vockeroth, J. R. (1992) *The flower flies of the subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland. Diptera: Syrphidae*. The Insects and Arachnids of Canada. Part 18. Publication No. 1867. The Canadian Government Publishing Centre, Ottawa, Ont. 456 pp.
- Vockeroth, J. R. & Thompson, F. C. (1987) Family Syrphidae. In: McAlpine, J. F. (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera*. Vol.2, Agriculture Canada, Ottawa, Canada, pp. 713–743.
- Vujic, A.; Ståhls, G.; Rojo, S.; Radenkovic, S. & Simic, S. (2008) Systematics and phylogeny of the tribe Paragini (Diptera: Syrphidae) based on molecular and morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152, 507–536.
- Wheeler, W. C. (1995) Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology*, 44, 321–331.
- Wiegmann, B. M.; Trautwein, M. D.; Winkler, I. S.; Barr, N. B.; Kim, J-W.; Lambkin, C.; Bertone, M. A.; Cassel, B. K.; Bayless, K. M.; Heimberg, A. M.; Wheeler, B. M.; Peterson, K. J.; Pape, T.; Sinclair, B. J.; Skevington, J. H.; Blagoderov, V.; Caravas, J.; Kutty, S. N.; Schmidt-Ott, U.; Kampmeier, G. E.; Thompson, F. C.; Grimaldi, D. A.; Beckenbach, A. T.; Courtney, G. W.; Friedrich, M.; Meier, R. & Yeates, D. K. (2011) Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 5690–5695.
- Vige, L. (1939) A new syrphid fly from Louisiana (Diptera). *Entomological News*, 50, 66–68.
- Wilkinson, M. (1995) A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11, 297–308.
- Wirth, W. W.; Sedman, Y. S. & Weems, H. V. Jr. (1965) Family Syrphidae. In: Stone, A.; Sabrosky, C. W.; Wirth, W. W.; Foote, R. N. & Coulson, J. R. (Eds.), *A catalogue of the Diptera of America North of Mexico*. Department of Agriculture, Agricultural Handbook, United States, pp. 557–625.

Zumbado, M. A. (2006) *Dípteros de Costa Rica y la América tropical / Diptera of Costa Rica and the New World tropics*. Editorial INBio, Costa Rica, 272pp.